

**Die Feinstruktur von Riechsensillen
auf der
Antenne des Aaskäfers, *Necrophorus***

Inaugural – Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der naturwissenschaftlichen Fakultät

der Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

Vorgelegt von

Klaus-Dieter Ernst

aus Zschornewitz

Juni 1968

Berichterstatter: 1. Prof. Dr. D. Schneider

2. Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 24. 7. 1968

Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera)

KLAUS-DIETER ERNST*

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen,
Abteilung Prof. Dr. D. SCHNEIDER

Eingegangen am 26. August 1968

* Herrn Prof. Dr. D. SCHNEIDER danke ich für die Überlassung des Themas und sein ständiges Interesse am Verlauf der Arbeit.

Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.



*Fine Structure of Olfactory Sensilla on the Antenna of the Carrion Beetle (*Necrophorus*)*

Summary. The objects under electronmicroscopical investigation were the Sensilla basiconica (Types I and II) from Carrion beetle (*Necrophorus*) antennae.

1. The sensilla are comprised of one or two sense cells, two sheath cells and the cuticular apparatus, in this case being an olfactory hair.

2. The spacial arrangement of these cells and their processes, in other words the olfactory hair's construction, was elucidated through the use of serial sectioning and then reconstructed.

3. The distal process of the sense cell, the dendrite, is partitioned as an inner and outer segment. A ciliary apparatus is found at the transitional point between these two segments.

4. The outer segment is divided at the hair base into several branches, which continue to the hair tip and which may represent the receptor apparatus.

5. The neurotubules in the dendritic outer segment are considered to be supporting elements, which during the dendrite's "branching" phase take on an ordering function.

6. The wall of the hair is penetrated by hexagonally-arranged pore systems. These systems are constructed as follows: on the outside a pore-funnel which then narrows to a pore-canal, then widening to a pore-kettle. From the pore-kettle's base, the pore-tubules continue into the liquor-filled hair lumen and end near the dendrite.

7. Between the end of the pore-tubules and the dendritic membrane no contact has been detected; such a contact is considered to be improbable.

8. The pore-tubules, together with the hair wall, are constructed by the trichogen cell during sensillar development. Also, contrary to the present conception, they are not the "finest branches" of the dendrite, but elements of the cuticular hair wall.

9. Haemolymph and protargol, under laboratory conditions, were introduced into the pore systems from the outside. By this method it was found that the system's lumen is not closed off from the outside environment and evidently serves as the further conductor of olfactory stimuli.

10. The structure of the sense organs of insects was compared to that of vertebrates. Both systems contain primary sense cells. The olfactory knobs of vertebrates and the cilia originating from them in the olfactory mucous layer are analogous to the several branches of the fissioned dendritic outer segment of insects. Odor molecules in both cases stimulate the receptor membrane only after first passing through a fluid phase (mucous layer or "Sensillenliquor 2").

Zusammenfassung. Gegenstand der elektronenmikroskopischen Untersuchungen waren Sensilla basiconica (Typ I und Typ II) der Antennen von Aaskäfern (*Necrophorus*).

1. Die Sensillen bestehen aus einer bzw. 2 Sinneszellen, 2 Hüllzellen und dem zu einem Riechhaar ausgebildeten cuticulären Apparat.

2. Die räumliche Anordnung der Zellen und ihrer Fortsätze sowie der Bau des Riechhaares wurden anhand von Serienschnitten geklärt und zeichnerisch rekonstruiert.

3. Der distale Fortsatz der Sinneszelle, der Dendrit, ist in ein Innen- und ein Außen-segment gegliedert. An der Übergangsstelle zwischen den Segmenten befindet sich ein Ciliar-Apparat.

4. Das Außensegment teilt sich an der Haarbasis in mehrere Zweige, die bis in die Haarspitze hineinreichen und den rezeptorischen Apparat darstellen dürften.

5. Die Neurotubuli im Außensegment des Dendriten werden als Stützelemente gedeutet, die in der Verzweigungsphase des Dendriten eine ordnende Funktion übernehmen.

6. Die Wand der Riechhaare wird von Porensystemen in hexagonaler Anordnung durchbrochen. Diese beginnen außen mit einem Porentrichter, der sich zu einem Porenkanal verengt, und sich dann wiederum zu einem Porenkessel erweitert. Vom Boden des Porenkessels ziehen Porentubuli in das mit Flüssigkeit gefüllte Haarlumen, wo sie in der Nähe der Dendriten enden.

7. Zwischen den Enden der Porentubuli und der Dendritenmembran ist ein Kontakt nicht nachweisbar und wird für unwahrscheinlich gehalten.

8. Die Porentubuli werden zusammen mit der Haarwand während der Sensillenentwicklung von der trichogenen Zelle angelegt. Sie sind also — entgegen der bisher geltenden Auffassung — keine „feinsten Ausläufer“ der Dendriten, sondern Bauelemente der cuticulären Haarwand.

9. Unter experimentellen Bedingungen dringen Hämolymphe und Protargol von außen in das Porensystem ein. Das Lumen dieses Systems ist demnach nicht von der Außenwelt abgeschlossen und dient offensichtlich der Weiterleitung des Geruchsreizes.

10. Die Struktur der Riechorgane von Insekten wird mit der von Wirbeltieren verglichen. Beide Systeme besitzen primäre Sinneszellen. Die Sinneskolben und die daraus entspringenden Cilien der Riechschleimhaut von Wirbeltieren sind den sich in mehrere Äste aufspaltenden dendritischen Außensegmenten der Insekten analog. Duftmoleküle erreichen in beiden Fällen die Rezeptormembran erst nach Passieren einer wässrigen Phase (Riechschleim bzw. Sensillenliquor 2).

Seit langem ist bekannt, daß viele Insekten über ein hochentwickeltes Riechvermögen verfügen. Durch Ausschaltversuche erkannte v. FRISCH (1921), daß Rezeptoren der Antennen dafür verantwortlich sind. Die morphologische Untersuchung der Antennen ergab eine große Zahl von Sinnesnervenzellen, die einzeln oder zu mehreren cuticuläre Bildungen innervieren, z. B. Borsten, Haare, Kegel, Platten und Gruben.

Ein einzelner cuticulärer Apparat wird zusammen mit seinen Sinnes- und Bildungszellen als „Sensillum“ bezeichnet. Lange Zeit war es nicht möglich, die unterschiedlichen Sensillentypen einer bestimmten Funktion sicher zuzuordnen. Erst seit es gelang, die Reaktionen einzelner Sensillen und Sinneszellen elektrophysiologisch getrennt zu erfassen, konnte man diese Zuordnung vollziehen. So wurden inzwischen bei mehreren Insekten bestimmte Sensillentypen als Geruchsorgane identifiziert (MORITA and YAMASHITA, 1961; BOECKH, 1962; LACHER, 1964; SCHNEIDER, LACHER, KAISLING, 1964; SCHOONHOVEN und DETHIER, 1966; KAISLING und RENNER, 1968).

Die cuticulären Apparate der Riechsensillen bieten im Lichtmikroskop ein sehr unterschiedliches Erscheinungsbild. Als Beispiele seien die langen Riechhaare der Nachtschmetterlinge, die Porenplatten der Honigbiene und die Grubenkegel der Heuschrecke genannt. Die elektronenmikroskopische Untersuchung zeigte allerdings, daß in der Feinstruktur der Riechsensillen Übereinstimmungen vorliegen (zusammenfassende Darstellungen: SLIFER, 1961, 1967; SCHNEIDER und STEINBRECHT, im Druck). Charakteristisch für die meisten Riechsensillen sind feine Poren in der Cuticula, die sich oft nach innen zu einer Höhlung erweitern. Von diesem „Porenkessel“ ziehen feine „pore filaments“, die bisher als feinste Verzweigungen der Sinneszellausläufer gedeutet wurden, weiter ins Innere der Riechhaare (SLIFER, PRESTAGE und BEAMS, 1959; RICHTER, 1962; SLIFER und SEKHON, 1962, 1963, 1964a, b, c; SLIFER, SEKHON und LEES, 1964; SCHOONHOVEN und

DETHIER, 1966). Die dendritischen Ausläufer der zu einem Riechhaar gehörenden Sinneszellen ziehen durch das Lumen des cuticulären Haares bis in dessen Spitze. Auch dieser Befund konnte erst durch das Elektronenmikroskop mit Sicherheit bewiesen werden (SLIFER et al., 1959). Viele Riechzellen zeigen überdies eine Cilienstruktur (SLIFER, 1961). Diese ist jedoch nicht für Riechzellen charakteristisch, da sie auch in mechanosensitiven Sinneszellen von Insekten gefunden wurden (GRAY, 1960; THURM, 1964).

Anlaß der vorliegenden elektronenmikroskopischen Untersuchung eines Riechhaares war die Frage, ob die sog. „pore filaments“ tatsächlich feinste Fortsätze der Sinneszellen sind, die zur umgebenden Luft einen direkten Kontakt haben.

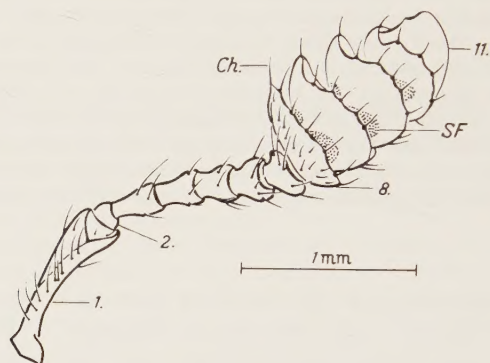


Abb. 1. Antenne einer Imago von *Necrophorus*. 1 Scapus; 2 Pedicellus; 8 Antennensegment (1. Keulensegment); 11 letztes Antennensegment; CH Sensillum chaeticum; SF Sensillenfeld. (Aus BOECKH, 1962)

Alle bisherigen Untersuchungen (s. o.) konnten diese für das Verständnis der Primärvorgänge bei der Erregung der Sinneszellen entscheidende Frage nicht eindeutig beantworten. Als Untersuchungsobjekt wurden zwei Typen basiconischer Sensillen auf der Antenne des Totengräbers *Necrophorus* gewählt. Sie erscheinen in zwei Formen, dem längeren Typ I und dem kürzeren Typ II, die im Zahlenverhältnis 5:1 bis 7:1 stehen. Die olfactorische Funktion dieser Sensillen hat BOECKH (1962) in elektrophysiologischen Experimenten nachgewiesen. Es wurde noch nicht entschieden, ob nur ein Typ oder beide Typen gemeinsam auf Aasgeruch reagieren.

Der Bau beider Sensillentypen wurde elektronenmikroskopisch untersucht und die Befunde in einer gemeinsamen Rekonstruktion vereinigt. Dabei erwies es sich als notwendig, auch auf die Entwicklung der Sinneshaare einzugehen. Außerdem wurden Versuche angestellt, um das Eindringen von Substanzen in das Sensillum im elektronenmikroskopischen Bild zu demonstrieren.

Der anatomische Aufbau der Antenne und die lichtmikroskopische Histologie der beiden Sensillen wurde von BOECKH (1962) ausführlich beschrieben (vgl. Abb. 1, 3). Die Sensilla basiconica befinden sich in großer Zahl auf den blattförmigen Segmenten der distalen Antennenkeule in zentralen Sensillenfeldern (Abb. 1, 2). Sie erscheinen in zwei Formen, dem längeren Typ I und dem kürzeren Typ II. Nach BOECKH (1962) soll Typ I von 1—2 Sinneszellen, Typ II von nur einer

Sinneszelle innerviert sein (vgl. aber S. 76). Die Abb. 3 veranschaulicht den Bau beider Sensillentypen, soweit er bei Beginn der vorliegenden Arbeit aufgrund lichtmikroskopischer Untersuchungen bekannt war.

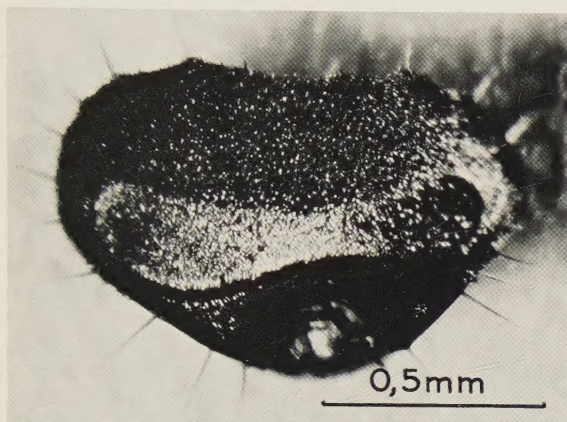


Abb. 2

Abb. 2. 10. Segment der Antenne von *Necrophorus*. Im schrägauffallenden Licht erscheint ein geschlossenes Sensillenfeld, bestehend aus Sensilla basiconica vom Typ I und II

Abb. 3. Schema der Sensillen Typ I und II aus dem Sensillenfeld eines Keulensegmentes von *Necrophorus vespillio*. I Sensillum Typ I; II Sensillum Typ II; BM Basalmembran; C₁—C₄ Cuticula;

CR Cuticularöhre; DRA Drüsenausführgang; G Bindegewebskern; NF Nervenfasern; R ringförmige Einschnürung an der Basis von Typ I; SF Faden im Sinneshaar; SZ Sinneszellen.

(Aus BOECKH, 1962)

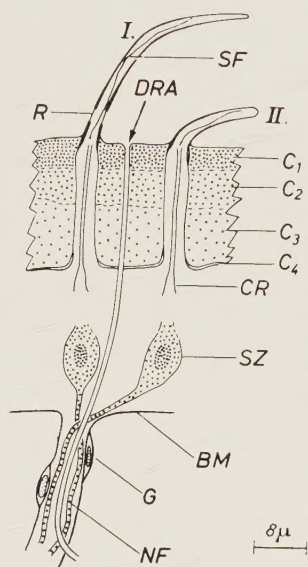


Abb. 3

Material und Methodik

Fang und Aufzucht der Tiere

Untersucht wurden Antennen von vier Arten der Gattung *Necrophorus* (Silphidae, Coleoptera): *N. vespilloides* HERBST, *N. humator* OL., *N. vespillio* L. und *N. vestigator* ZETT. Fang und Aufzucht der Tiere wurden nach der Methode von PUKOWSKI (1933) und BOECKH (1962) durchgeführt. Die Mehrzahl der Käfer stammt aus dem Nymphenburger Park in München, ein kleiner Teil wurde in Seewiesen gefangen. *Necrophorus vespilloides* HERBST und *N. vespillio* L. ließen sich am besten züchten. Von *Necrophorus humator* OL. konnte keine Nachzucht erhalten werden. Das zur Untersuchung gelangte Material umfaßt Altersstufen von ca. 5 Tage alten Puppen bis zum adulten Tier mit einem Alter von etwa 3 Wochen. Käfer, die schon eine Brut aufgezogen hatten, wurden nicht verwendet.

Lichtmikroskopie

Die Lichtmikroskopie diente nur zur orientierenden Vorarbeit für elektronenmikroskopische Untersuchungen. Hierzu wurden die Käferantennen in alkoholischem Bouin nach Duboseq-Brasil (ROMEIS, 1948) fixiert und nach RATHMAYER (1962) in Methylmethacrylat eingebettet. Die Schnitte wurden mit einem Schlittenmikrotom der Fa. Reichert hergestellt und mit Azan nach HEIDENHAIN gefärbt.

Elektronenmikroskopie

Der Kopf der Käfer wurde mit Antennen abgetrennt. Außerdem wurden die sensillentragenden schalenförmigen Segmente der Antennenkeule (Abb. 2) an ihrem vorderen Rand,

parallel zur Längsachse des Sensillenfeldes geöffnet. Als bestes Fixiergemisch erwies sich 2%iges OsO_4 bei pH 7,4, gepuffert nach ZETTERQUIST. Alle Versuche der Vorfixierung mit Aldehyden (Glutaraldehyd, Crotonaldehyd) schlugen fehl, da die Aldehyde die Cuticula der Käfer wahrscheinlich nur sehr langsam oder gar nicht durchdringen. Die Antennen wurden durchschnittlich $1\frac{1}{2}$ Std fixiert und dann mit Äthylalkohol entwässert. Aus dem absoluten Alkohol wurden die Objekte in Propylenoxyd überführt, das eine sehr gute Mischbarkeit mit Epoxydharzen zeigt. Nach der Durchtränkung mit Propylenoxyd erfolgte die stufenlose Durchdringung mit Durcupan (STEINBRECHT u. ERNST, 1967). Die besten Ergebnisse ergab „Durcupan ACM“ (Fluka, Buchs, Schweiz). Bei Epon und Vestopaleinbettungen brachen die Objekte aus dem Schnitt heraus, obwohl Epon in allen Härtegraden modifiziert wurde. Die Einbettungen in Methacrylat (Butyl-Methyl-methacrylat, 2:8) waren auch nach Vorpolymerisation meist wegen starker Polymerisationsschäden unbrauchbar. Geschnitten wurde mit einem Diamantmesser der Fa. Dehmer, Messerwinkel 42° , auf einem L. K. B. Ultramikrotom I. Die Schnitte zeigten eine Farbe von silbern bis gelblich, was einer Schnittdicke von etwa 500 Å entspricht. Das Fischen der Schnitte erfolgte nach der Methode von GALEY und NILSON (1966), da hierbei ganze Schnittserien faltenfrei auf die Folie aufgezogen werden können. Die Folien wurden aus Mowital F 40 mit dem Foliengießapparat nach SAVDIR (1963) hergestellt und durch Kohlebedampfung mit dem Bedampfungsgesetz „Mikro Ba 3“ der Fa. Balzers nach dem Verfahren von HERTING (1964) stabilisiert. Hierbei werden die noch auf dem Glasobjektträger befindlichen Folien bedampft und somit Schrumpfungen der Folie und deren Zerstörung durch Funkenflug ausgeschlossen. Als Objektträger dienten ca. 50 μ starke Ringe mit einem Lochdurchmesser von 600, 800 oder 1000 μ der Fa. Veco/Eerbek (Holland). Nach dem Abflottieren der Folien wurden sie mit den beschriebenen Objektträgern belegt und mit Parafilm aufgenommen. Parafilm ist für diesen Zweck gut geeignet, da die über die Ringe gespannte Folie nicht anklebt. Das beim Aufnehmen mit Glasobjektträgern notwendige und umständliche Umbiegen des Objektträgerandes entfällt. Elektronenmikroskop: Siemens Elmiskop IA.

Befunde

Elektronenmikroskopie

I. Der Feinbau der Sensillen

Der allgemeine Bau der hier untersuchten *Sensilla basiconica* von *Necrophorus* entspricht dem üblichen Schema eines Sensillum mit einer trichogenen und einer tormogenen Zelle und einer oder mehreren Sinneszellen. Die morphologische Beschreibung der Sensillen erfolgt von proximal nach distal, beginnend mit den zellulären Bestandteilen des Sensillum. Sofern nicht anders angegeben, gilt sie für beide Sensillontypen.

1. Die Sinneszelle

Im elektronenoptischen Bild sind die Sinneszellen leicht zu erkennen, da ihr Cyto- und Karyoplasma heller erscheint als das der Hüll- und Epidermiszellen (Abb. 4). Die 4–5 μ großen bipolaren Sinneszellen sind kugelig bis ellipsoid. Ihr kugelig Kern hat einen Durchmesser von 2–3 μ . Meist findet sich ein Nucleolus im sehr chromatinarmen Karyoplasma. Im Cytoplasma treten zwei Arten von Vesikeln auf. Die eine ist 0,08–0,1 μ groß und hat hyalinen Inhalt, die zweite mißt 0,2–0,4 μ im Durchmesser und enthält elektronenoptisch dichtere ovale Körper, deren Anschnittprofile 0,04 μ lang und 0,02 μ breit sind. Das endoplasmatische Reticulum ist relativ schwach ausgebildet und stellenweise mit Ribosomen besetzt. Der größte Teil der Ribosomen ist nicht an Membranen gebunden. Golgi-Apparate und Neurofibrillen sind in den Sinneszellen nur in geringer Zahl anzutreffen. Im Gegensatz zu den lichtmikroskopischen Untersuchungen von БОЕЧК (1962) besitzt das längere Sensillum Typ I stets nur eine Sinneszelle, das kürzere Sensillum Typ II immer zwei Sinneszellen.

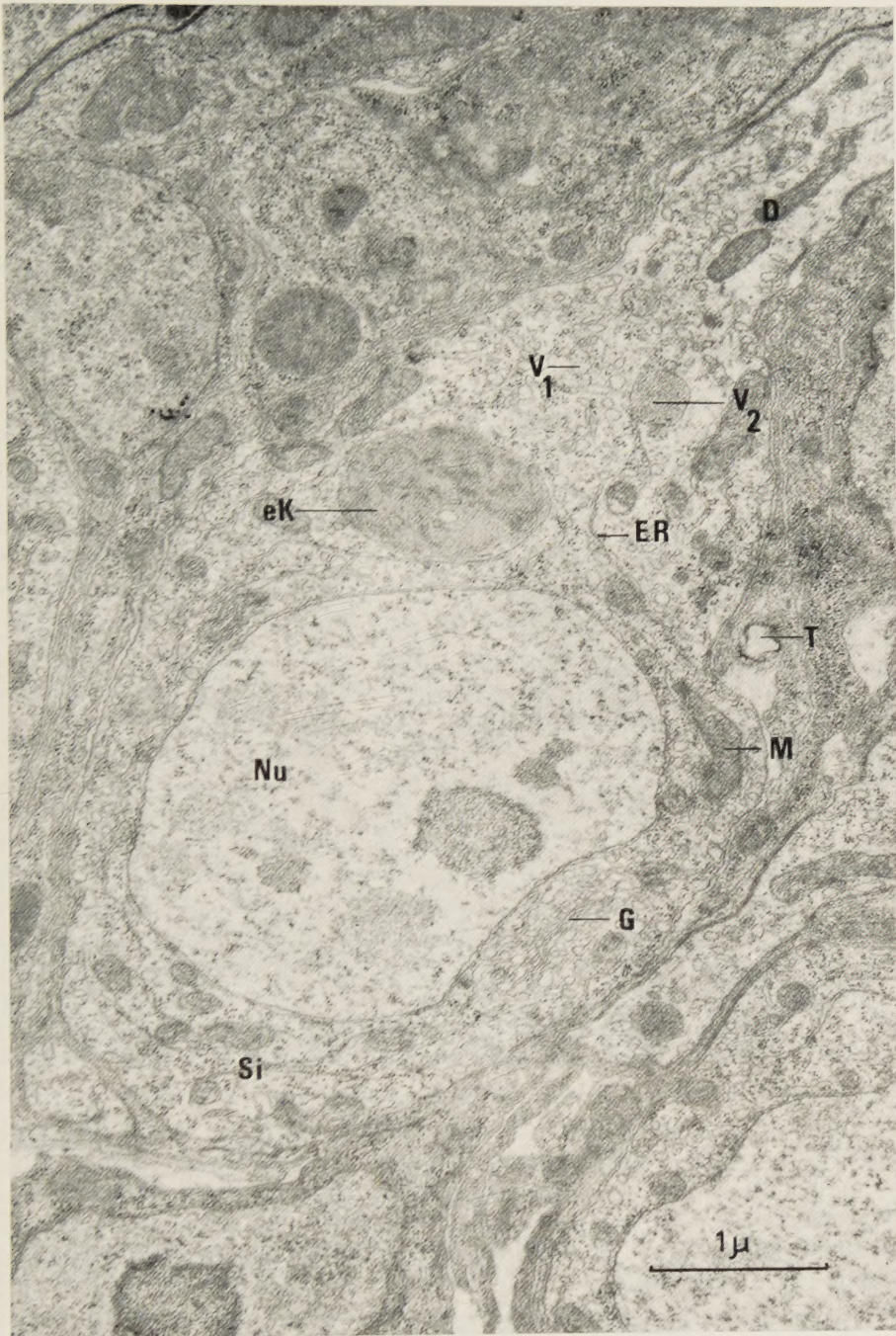


Abb. 4. Sinneszelle *Si*. Rechts oben der vom Pericarion in Richtung auf die Haarbasis verlaufende Dendrit *D*. *eK* elektronendichter, aus Lamellen aufgebauter Körper; *ER* endoplasmatisches Reticulum; *G* Golgi-Apparat; *M* Mitochondrium; *Nu* Nucleus; *T* Tracheole; *V*₁ Vesikel; *V*₂ größere Anzahl von Vesikeln, die von einer Membran umgeben sind. 23750:1

2. Das Axon

Am proximalen Zellpol entspringt das Axon. Es wird von einer Gliahülle umgeben, die bis dicht an das Zellsoma heranreicht und ein Ausläufer der den Antennennerven einhüllenden Gliazellen ist. Etwa $2-3\ \mu$ von seinem Ursprungsort entfernt biegt das Axon rechtwinklig um und verläuft annähernd parallel zur Basalmembran. In dieser Region haben die Axone einen Durchmesser von $0,4-0,8\ \mu$. 15–20 Axone benachbarter Sinneszellen vereinigen sich zu einem Bündel, das die Basalmembran durchbricht. Parallel dazu durchlaufen Ausführungsgänge von Drüsenzellen, die sich unterhalb des einschichtigen Epithels befinden und Tracheen diese Durchbruchstelle. Mehrere solcher Axonbündel vereinigen sich zu einem Nerv, der etwa 300 Axone umfaßt und zu einem der beiden Antennenhauptnerven führt.

3. Der Dendrit

Am distalen Pol der Sinneszelle entspringt der Dendrit, der eine klare Gliederung in ein „Außensegment“ und in ein „Innensegment“ (THURM, 1964) zeigt (Abb. 5). Das Innensegment des Dendriten hat einen Durchmesser von $0,7-1\ \mu$ und zeichnet sich gegenüber dem Cytoplasma des Zellsomas durch besonderen Reichtum an Mitochondrien aus. Bei *Necrophorus vestigator* bildet das distale Ende des Innensegmentes sogar eine kugelförmige Verdickung, in der die Mitochondrien außerordentlich dicht gepackt liegen.

Etwa $6\ \mu$ oberhalb des Zellsomas verringert der Dendrit stufenartig seinen Durchmesser auf $0,25-0,3\ \mu$ und geht unter Bildung einer Cilienregion in das Außensegment über. Noch im distalen Teil des Innensegmentes finden sich an der Einschnürung zwei Basalkörper, die hintereinander in der Längsachse des Dendriten liegen (Abb. 5). Beide Basalkörper sind von röhrenartiger Struktur und etwa gleicher Größe. Sie messen im Durchmesser $0,12-0,15\ \mu$ und in der Länge $0,25\ \mu$. Die Einschnürung am Beginn des Außensegmentes enthält eine typische Cilienstruktur mit 9 Paar peripheren und einem Paar zentraler Fibrillen, die aus der Wand des distalen Basalkörpers entspringen. Im Lumen des distalen Basalkörpers liegt der Ursprungsort von 9 Wurzelfasern, welche 2 parallele periodische Strukturen von $480-500\ \text{\AA}$ zeigen, die um $250\ \text{\AA}$ gegeneinander versetzt sind. Die 9 Wurzelfasern schließen in Form einer Spindel den im Abstand von $0,15\ \mu$ unter dem distalen Basalkörper liegenden proximalen Basalkörper ein und enden nach ca. $1,5\ \mu$ im distalen Ende des Innensegmentes des Dendriten. Nur in wenigen Fällen befand sich der proximale Basalkörper außerhalb der Wurzelfaserspindel.

Von den Bestandteilen des Cytoplasmas finden sich im Außensegment des Dendriten nur noch ganz vereinzelt Vesikel mit einem Durchmesser von $0,1-0,2\ \mu$. Neben den oben erwähnten peripheren Fibrillen der Cilienstruktur lassen sich auf Querschnitten wenige Mikron distalwärts der Einschnürung 28–40 Neurotubuli mit einem Durchmesser von ca. $200\ \text{\AA}$ zählen. Ihr äußerer Rand ist elektronenoptisch dicht, das Zentrum erscheint hell. Die Herkunft der Neurotubuli ist ungeklärt. Eine Verzweigung der peripheren Fibrillen konnte nicht beobachtet werden. Der Durchmesser des Dendriten bleibt distalwärts der Einschnürung auf einer Strecke von $1-1,5\ \mu$ zwischen $0,4$ und $0,6\ \mu$. Ab hier wird das äußere Segment des Dendriten von einer elektronenoptisch dichten Scheide umgeben (Abb. 6a u. b). Diese besteht aus $250\ \text{\AA}$ starken fibrillären — nicht tubulären — Elementen, die ein engmaschiges Netz bilden, das zum größten Teil nur aus einer einzigen Lage

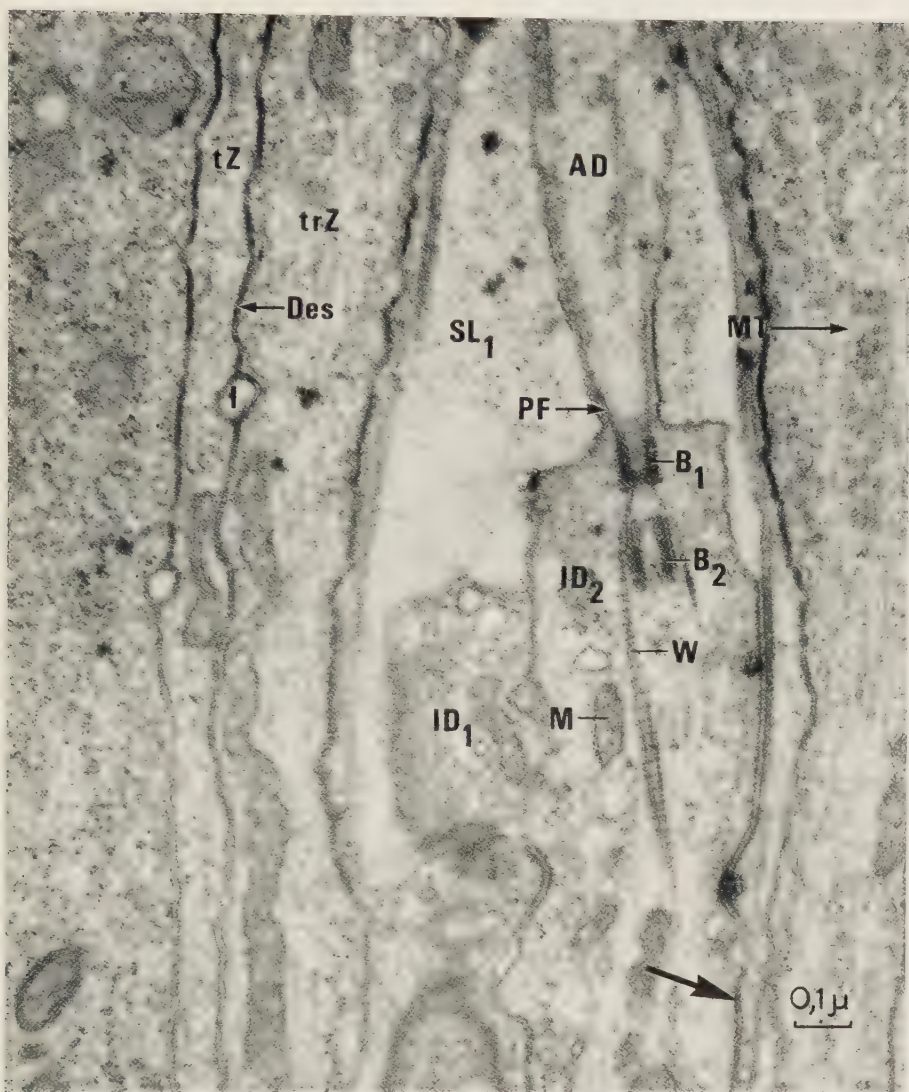


Abb. 5. Distale Region der Innensegmente ID_1 , ID_2 der Dendriten eines 2-zelligen Sensillums. Das Außensegment AD beginnt am distalen Ende des Innensegmentes ID_2 mit einer Cilienstruktur. ID_1 verläuft außerhalb der Schnittebene weiter. B_1 1. Basalkörper; B_2 2. Basalkörper; I Interdigitation zwischen tormogener tZ und trichogener Zelle trZ ; M Mitochondrium; MT Mikrotubuli; PF periphere Fibrillen des Cilienabschnittes; SL_1 von der trichogenen Zelle umgebender Sensillenliquir 1; W Wurzelfasern; Des desmosomale Leisten, die in dieser Region regelmäßig die Membranen von tormogener und trichogener Zelle verbinden; Vereinzelt treten sie auch zwischen dem Innensegment des Dendriten und trichogener Zelle auf ($\uparrow$). 72000:1

solcher Fasern besteht (Abb. 7). An einigen Stellen — und meist am distalen und proximalen Scheidenende — können 3—4 Lagen locker übereinander liegen. Umgeben von dieser Scheide durchstößt der Dendrit die rund 17μ dicke Antennencuticula innerhalb eines Kanals. Dieser Cuticulakanal geht an der Haarbasis in das Lumen des Haares über (Abb. 7).

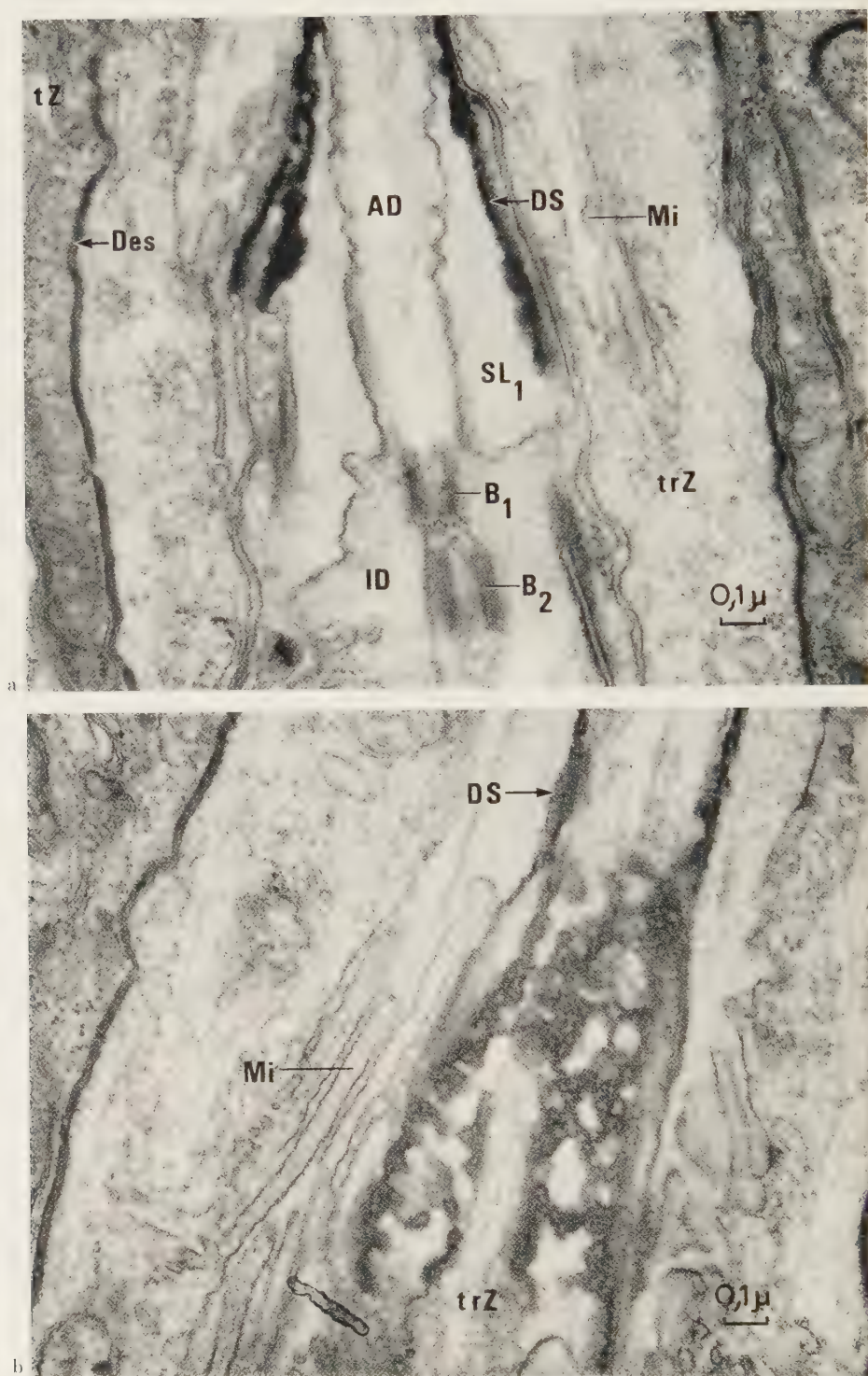


Abb. 6 a u. b

Bei *Necrophorus* hat die in Höhe der Haarbasis endende Dendritenscheide im Gegensatz zu den Befunden an *Romalea microptera* (SLIFER, 1959) weder zur Wand des Cuticulakanals noch zur Haarbasis Kontakt (Abb. 7, 8). Beim zweizelligen Sensillum (Typ II) findet sich eine gemeinsame Scheide, von der beide Dendriten eingehüllt werden. Nur in einigen Fällen trat über kurze Strecken eine Zwischenwand auf, die aus locker angeordneten Fasern bestand. Die Dendriten des zweizelligen Sensillums verzweigen sich auf der Höhe der Haarbasis in mehrere Äste (Abb. 8) (größte beobachtete Astzahl/Haar Typ II ist 56). Der Dendrit des einzelligen Rezeptors läuft noch etwa $1\ \mu$ in das Haar hinein, bevor er sich — in maximal 42 Äste — verzweigt. Die Zahl der Dendritenäste stimmt mit der Zahl der Neurotubuli im unverzweigten Dendritenteil überein, jeder Ast enthält einen Tubulus (Abb. 8). Die Dendritenäste sind $0,05\text{--}0,1\ \mu$ stark und haben voneinander einen Mindestabstand von $100\ \text{\AA}$. Bevorzugt liegen die Dendritenäste nahe der Cuticula in einem Abstand von $100\text{--}300\ \text{\AA}$ beieinander. Sie sind annähernd parallel geordnet und ziehen in Schraubenwindungen mit einer Steigung von $60\text{--}70^\circ$ zur Haarspitze hinauf. Serienschritte zeigten, daß sich die nahe der Haarinnenwand verlaufenden Dendriten nach einer Strecke von wenigen Mikron von der Wand entfernen und in das Zentrum des Haares ziehen. Sie können später wieder zur Peripherie gelangen. Inzwischen wird die freiwerdende Stelle an der Haarwand von anderen, aus dem Haarzentrum kommenden Dendriten eingenommen. Die zentral liegenden Dendriten sind nicht schraubig gewunden (Abb. 9a). An Strukturen innerhalb der Dendritenäste finden sich nur die schon beschriebenen Neurotubuli und vereinzelte Vesikel mit einem Durchmesser von etwa $500\ \text{\AA}$.

4. Die trichogene Zelle

Die Sinneszelle wird von zwei konzentrisch liegenden Hüllzellen umgeben. Die innere der beiden — die trichogene Zelle — sezerniert während der Ontogenese die Haarwand und die Dendritenscheide. Im Laufe der weiteren Entwicklung zieht sie sich bis zum trichterförmigen, proximalen Ende der Dendritenscheide zurück und umschließt dieses mit ihrem distalen Pol (Abb. 6b). Den ciliaren Abschnitt des Dendriten umgibt die trichogene Zelle im Abstand von $0,2\text{--}0,5\ \mu$, einen flüssigkeitsgefüllten Raum bildend, der als Sensillenliquor 1 bezeichnet werden soll (Abb. 5, 6a). Am basalen Pol der trichogenen Zelle befinden sich zahlreiche Zellfortsätze, die durch Halbdesmomen fest mit der Basalmembran verbunden sind. Als Umhüllung der Sinneszelle zeigt die trichogene Zelle ein vom Alter abhängiges Erscheinungsbild. Bei jungen Tieren umgibt sie die Sinnesnervenzelle kompakt, bei alten Tieren treten im Cytoplasma fensterartige Öffnungen auf, welche die Membran der Sinneszelle freilassen. Gelegentlich wird das Zellsoma der Sinneszelle von der trichogenen Zelle in Form von Strängen umgeben, die ein weitmaschiges Netz mit Zwischenräumen bis zu $1\ \mu$ bilden. Den distalen Pol der Sinneszelle, einschließlich des inneren Segmentes, hüllt die trichogene Zelle jedoch

Abb. 6. a Längsschnitt durch das in die Dendritenscheide *DS* eintretende Außensegment des Dendriten *AD*. *B*₁ 1. Basalkörper; *B*₂ 2. Basalkörper; *Des* desmosomale Leiste; *DS* Dendritenscheide; *ID* Innensegment des Dendriten; *Mi* Mikrovilli der trichogenen Zelle *trZ*; *SL*₁ Sensillenliquor 1; *tZ* tormogene Zelle. 60000:1. b Tangentialschnitt durch das proximale Ende der Dendritenscheide *DS*, die in dieser Region netzartig aufgelockert ist und von der trichogenen Zelle *trZ* umgeben wird. *Mi* Mikrovilli der trichogenen Zelle. 60000:1

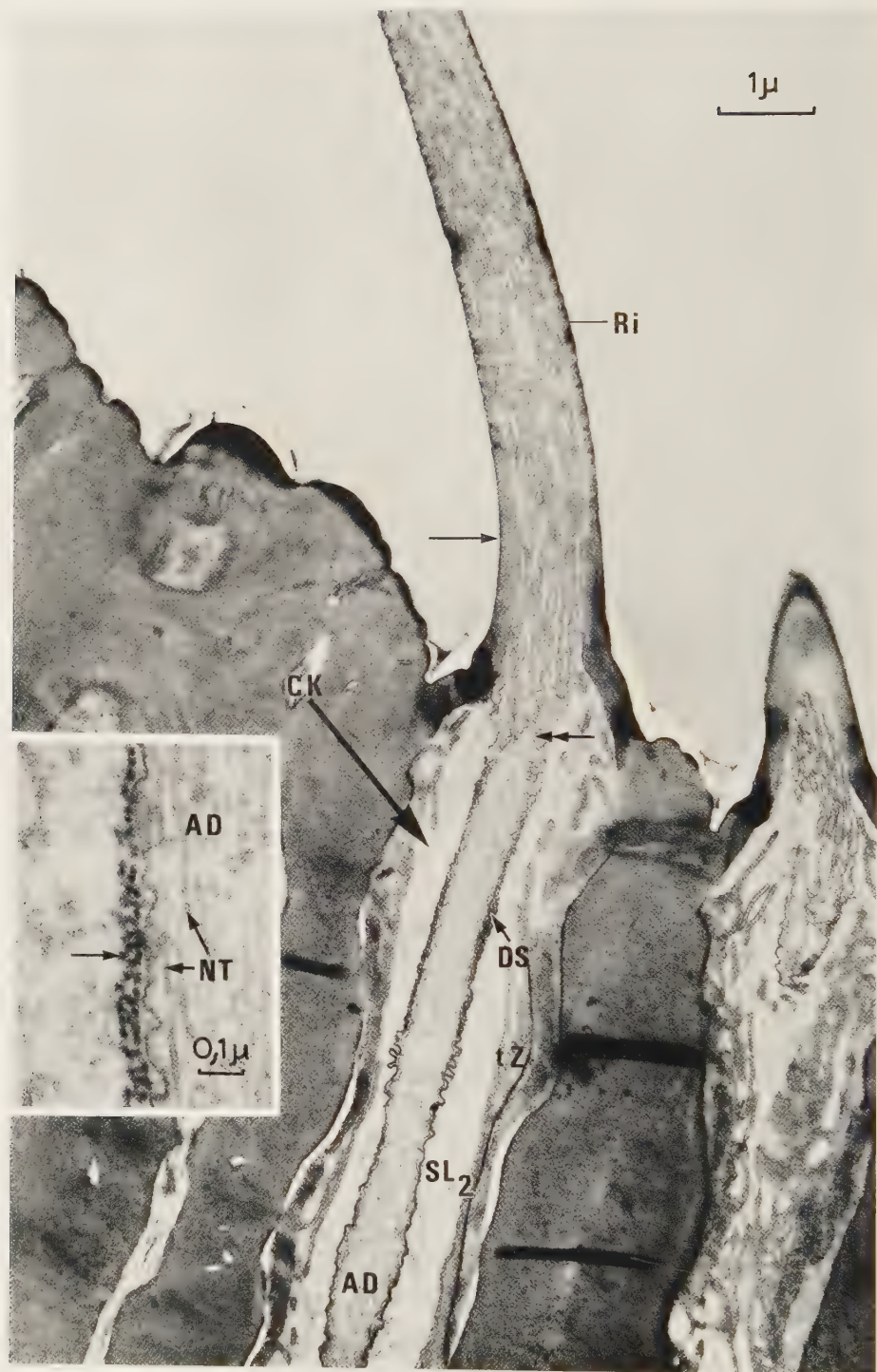


Abb. 7

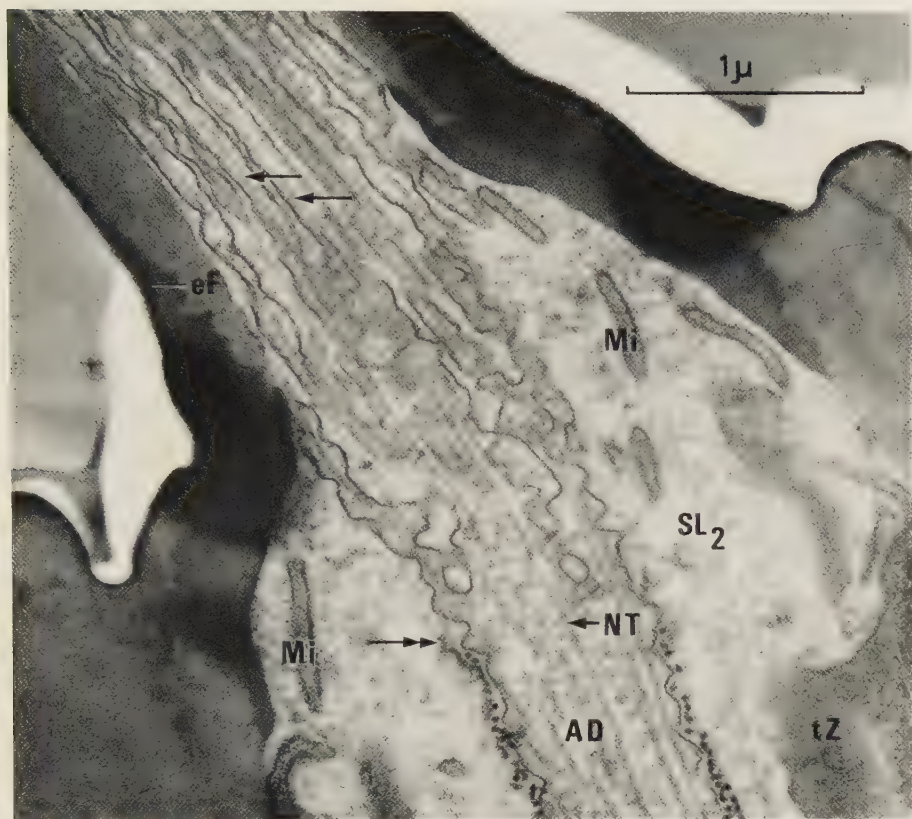


Abb. 8. Längsschnitt durch die Haarbasis eines Sensillums vom Typ II. Nach der Aufzweigung des Dendriten *AD* bilden die Neurotubuli *NT* jeweils das Zentrum eines Dendritenzweiges (↑). Das distale Ende der Dendritenscheide (↑) hat keinen Kontakt mit der Haarbasis. *ef* elektronendichte Fibrillen im Haarsockel; *Mi* Mikrovilli der tormogenen Zelle *tZ* im Sensillenliquor 2 *SL*₂. 31200:1

immer kompakt ein (Abb. 17). Der Kern der trichogenen Zelle ist sphärisch oder ellipsoid mit einem Durchmesser von 3—4 μ . Im Karyoplasma findet sich ein Nucleolus und mehr Chromatin als im Kern der Sinneszelle. Im Cytoplasma läßt sich ein sehr stark entwickeltes endoplasmatisches Reticulum beobachten, dessen Membranen dicht mit Ribosomen besetzt sind. Die Mitochondrien erreichen manchmal die Länge von einem Mikron und sind gleichmäßig im Cytoplasma verteilt. Vesikel treten vorwiegend am distalen Pol der trichogenen Zelle auf.

Abb. 7. Längsschnitt durch Cuticulakanal *CK* und Riechhaar *Ri* eines 2zelligen Sensillums. Das im Cuticulakanal verlaufende Außensegment des Dendriten *AD* wird von der fibrillären Dendritenscheide *DS* umgeben. (↑) Verzweigungsstelle des Dendriten. Jeder Dendritenzweig oberhalb der Aufzweigung enthält mindestens einen Neurotubulus. (↑) porenfreie Region an der Haarbasis; *SL*₂ Sensillenliquor 2; *tZ* tormogene Zelle; 13000:1. Das Inset zeigt den Aufbau der Dendritenscheide *DS* aus elektronenoptisch dichten Fibrillen (↑). Im Inneren des Dendriten *AD* zahlreiche Neurotubuli *NT*. 60000:1

Zahlreiche Mikrotubuli mit einem Durchmesser von ca. 150—200 Å verlaufen vorzugsweise parallel zur Längsrichtung der Sinneszelle. Im Querschnitt erscheinen sie als elektronenoptisch dichte Ringe mit einem hellen Zentrum.

5. Die tormogene Zelle

Die tormogene Zelle ist die äußere der beiden konzentrisch liegenden Hüllzellen. In der ontogenetischen Entwicklung des Käfers bildet sie den Sockel des Haares und den Kanal (Abb. 7), der die Cuticula durchbricht (s. ERNST, in Vorbereitung). In ihrer Form und Struktur ist die tormogene Zelle der trichogenen nahezu gleich. Sie kann mit Zellfortsätzen durch Halbdesmomen an der Basalmembran befestigt sein oder schon in Höhe des Kerns der Sinneszelle enden. Ebenso wie die trichogene Zelle bildet sie eine kompakte oder netzartige Umhüllung (Abb. 17). Distal kleidet sie den Cuticulakanal aus und endet an der Haarbasis. Kern und Cytoplasma gleichen denen der trichogenen Zelle. In der Region des inneren Dendritensegmentes sind trichogene und tormogene Zellen durch Interdigitationen und sehr häufig vorkommenden Desmosomen fest miteinander verbunden (Abb. 5, 6a). Die gleichen Verfestigungen treten zwischen der tormogenen Zelle und ihren epithelialen Nachbarzellen auf. In der Höhe des Cilienabschnittes des Dendriten bildet sich zwischen tormogener und trichogener Zelle ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum — im weiteren Verlauf der Arbeit als Sensillenliquor 2 bezeichnet — der seine Fortsetzung im Cuticulakanal findet und sich bis zur Spitze des Haares erstreckt (Abb. 7, 17). Die diesen Raum begrenzenden Membranen der beiden Hüllzellen bilden eine große Anzahl von Mikrovilli aus, die 500 Å dick und bis zu 2 µ lang sind. In dieser Region der beiden Hüllzellen liegen Vesikel mit hyalinem Inhalt und einem Durchmesser von 0,05—0,2 µ.

6. Das Haar

Die im Bauprinzip gleichen Sensillen des ein- und zweizelligen Typs unterscheiden sich in der Länge und in der Struktur der Haarwand. Da die Haarwand des zweizelligen Sensillum übersichtlicher ist als die des einzelligen, soll ihre Struktur am Riechhaar des Typs II zuerst beschrieben werden. Aus demselben Grund beziehen sich auch die späteren experimentellen Untersuchungen auf das gleiche Sensillum.

a) *Typ II.* Das 15—20 µ lange Haar hat einen Durchmesser von 1,2—1,3 µ, der bis zu zwei Drittel der Haarlänge konstant bleibt und dann langsam abnimmt (Abb. 7). An der Basis ist die hier 0,23—0,25 µ dicke Wand über eine Strecke von 3—4 µ glatt und nicht von Poren durchbrochen. In der Cuticula dieses Abschnittes finden sich in der elektronenoptischen Aufnahme dunkel gefärbte, fibrilläre, in Längsrichtung des Haares verlaufende Strukturen, die vom Sockel etwa 2 µ weit in die Haarwand ziehen (Abb. 8). Im Längsschnitt durch die anschließende 0,15 bis 0,2 µ dicke Haarwand zeigt sich, daß sie im Abstand von 0,1—0,15 µ von Poren durchsetzt ist, die in Oberflächenschnitten hexagonal angeordnet sind (Abb. 9b). Die äußere Porenöffnung ist ein ca. 1000 Å weiter, flacher Trichter, der sich bis auf einen Durchmesser von 100 Å verengt und einen ca. 200 Å langen Kanal bildet. Die diesen Kanal umgebende Cuticula besteht aus einer elektronenoptisch dichterem Substanz als das übrige Material der Haarwand. Dieser Kanal mündet in einen Kessel, der meist die Gestalt einer Hohlkugel mit einem Durchmesser

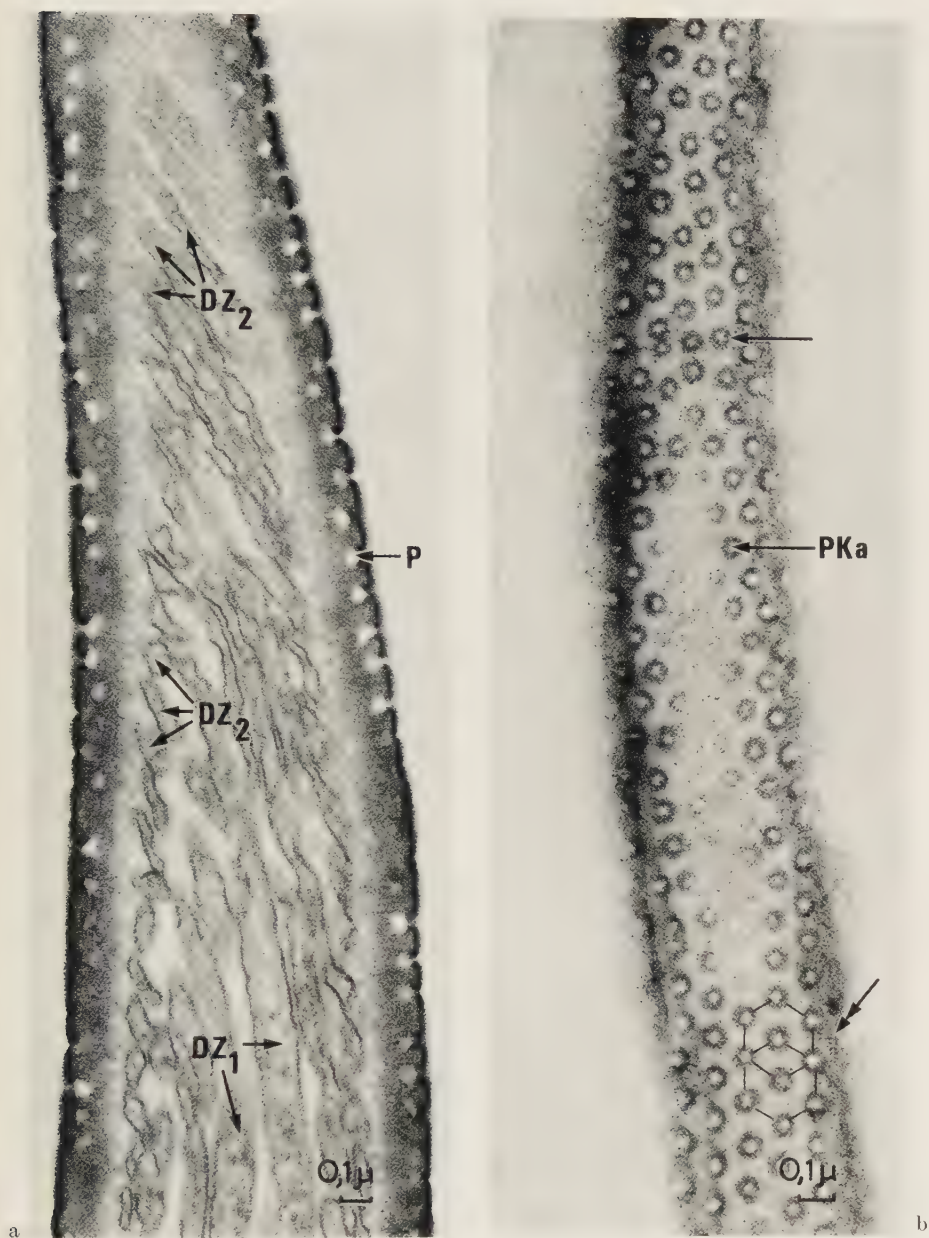


Abb. 9. a Längsschnitt durch das Riechhaar eines 2zelligen Sensillums. Die Schnittebene liegt am unteren Bildrand im Zentrum des Haares und verläuft am oberen Bildrand dicht unterhalb der Haarwand. Die sich im Haarzentrum befindenden Dendritenzweige DZ_1 verlaufen annähernd parallel zur Haarlängsachse. In Nähe der Haarwand liegende Dendritenzweige DZ_2 sind parallel zueinander geordnet und zeigen einen schraubigen Verlauf. P Poren in der Haarwand. 40000:1. b Tangentialschnitt durch die äußere Haarwand eines 2zelligen Sensillums. Die Porenkanäle PKa sind in der Regel hexagonal angeordnet ($\uparrow$) und von einem Ring elektronenoptisch dichten Materials umgeben ($\rightarrow$). (Vgl. Abb. 10.) 45000:1

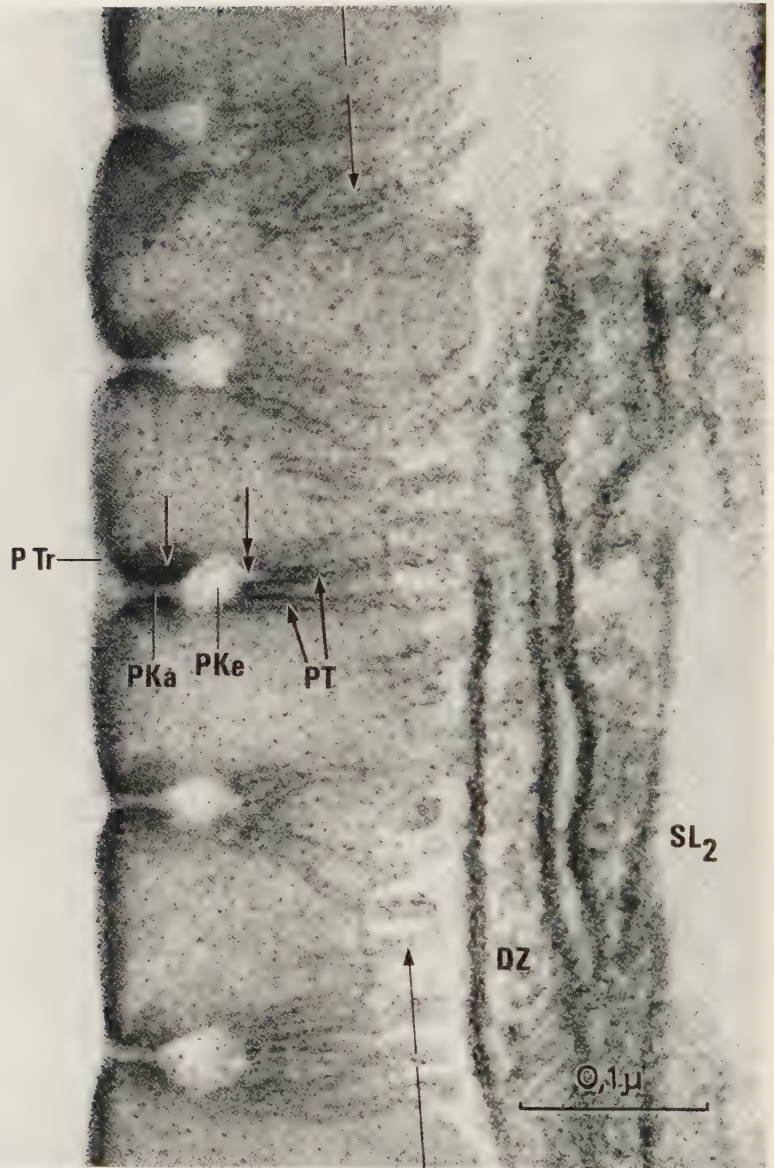


Abb. 10. Längsschnitt durch die Haarwand eines 2zelligen Sensillums. Der an der Haaroberfläche liegende Porentrichter *PTr* verengt sich zu einem Porenkanal *PKa*, der in einen Porenkessel *PKe* mündet. Von diesem Porenkessel aus ziehen Porentubuli *PT* durch die Haarwand bis in den Sensillenliquor 2 *SL*₂. Bei (↑) liegt der Eingang eines Porentubulus. Um den Porenkanal läßt sich innerhalb der Cuticula eine ringförmige Zone höherer Elektronendichte nachweisen (↑). *DZ* Dendritenzweig; (die Pfeile am oberen und unteren Bildrand geben die Schnittebene von Abb. 11 an). 240000:1

von 300–500 Å hat. Von diesem Kessel aus ziehen 7–9 Tubuli durch die Haarwand bis in das Haarinnere (Abb. 10 u. 12). Ihre Ansatzstellen am Boden des Kessels sind im Kreis angeordnet, in dessen Zentrum ebenfalls ein Tubulus

mündet (Abb. 11). Im weiteren Verlauf der Tubuli durch die Cuticula in Richtung auf das Haarlumen hin verliert sich diese Anordnung mehr und mehr. An Oberflächen Schnitten (Abb. 11), die dicht unterhalb der Cuticula verlaufen, läßt sich erkennen, daß die in das Haarinnere hineinragenden Tubuli an der Haarinnenwand einen dichten Rasen bilden. Ihr Abstand zueinander liegt bei 80—200 Å. Auf vielen Aufnahmen scheinen die Tubuli zum Kessel hin offen zu sein (Abb. 10). Die Tubuli sind 0,12—0,15 μ lang. Ihr äußerer Durchmesser liegt bei 100—150 Å, der innere bei 50—60 Å. Während die Membran der Tubuli beim Durchtritt durch die Cuticula noch scharf zu erkennen ist, erscheint sie bei dem ins Haarlumen ragenden Tubulusteil verschwommen. Das Tubulusende besteht aus einer diffusen Masse. Die Tubuli scheinen nicht bis an die Dendritenäste heranzureichen, der beobachtete Mindestabstand war 50 Å. Eine Klärung der Beziehung zwischen Tubuli und Dendritenästen ergab sich erst aus der Untersuchung der Entwicklung der Haare (s. S. 89). Für die Riechhaare von *Necrophorus* sollen für den weiteren Verlauf der Arbeit die Strukturen der Haarwand als *Porentrichter*, *Porenkanal*, *Porenkessel* und *Porentubulus* bezeichnet werden.

b) *Typ I*. Das Haar dieses Sensillum hat eine Länge von 30—40 μ . Sein Durchmesser von 1,2—1,4 μ bleibt für etwa 15—20 μ konstant und nimmt dann allmählich ab. Die Cuticula des 4—5 μ langen, porenfreien Abschnittes ist an der Haarbasis 0,25—0,3 μ dick. In ihrem Inneren finden sich die schon beim Typ II beschriebenen, dunklen fibrillären Längsstrukturen. Die Strukturen der Haarwand sind denen des Riechhaares vom Typ II sehr ähnlich. Ein ca. 1000 Å weiter Porentrichter verengt sich zu einem Kanal mit einem Durchmesser von ca. 150 Å, der in einen ca. 500 Å weiten Porenkessel mündet. Die von dem hier sehr dünnen, kaum wahrnehmbaren Boden des Porenkessels in das Haarinnere laufenden Porentubuli sind 500—700 Å lang und haben einen Durchmesser von ca. 100 Å (Abb. 14). Zu jeder Pore gehören 5—6 Porentubuli, die am Boden des Kessels im Kreis mit einem zentralen Porentubulus angeordnet sind. Der von Poren durchsetzte Teil der ca. 800 Å dicken Haarwand wird an seiner Innenseite von Cuticulaleisten verstärkt, die netzartig und vorwiegend in der Längsrichtung des Haares ausgerichtet sind. Zum Haarinneren verdicken sich diese Leisten und sind durch Querrippen miteinander verbunden. Sehr oft sind diese Querrippen stark verbreitert und trennen nach innen zu Kammern vom eigentlichen Lumen des Haares ab (Abb. 14), deren Innenraum jedoch den Kontakt zum Haarlumen behält. Haarwand und Leisten haben zusammen eine Stärke von 0,2 μ . Die Poren sind im Abstand von etwa 0,1—0,15 μ zu einem hexagonalen Muster geordnet. Die sich aus diesem Muster ergebenden Reihen passen zum Verlauf der Verstärkungsleisten an der Haarinnenwand. Die Porenkanäle und Porenkessel sind stets so angeordnet, daß die in das Haarinnere ziehenden Porentubuli in den Zwischenraum zweier längsverlaufender Leisten münden.

II. Die Beziehung zwischen Porentubuli und Dendriten in verschiedenen Stadien der Puppenentwicklung

Aus der Entwicklung der untersuchten olfaktorischen Insektensensillen (ERNST, in Vorbereitung) sollen hier nur diejenigen Befunde herangezogen werden, welche zur Klärung der Beziehungen zwischen den Porentubuli und den Dendriten beitragen können. Bei beiden Sensillentypen ist die Entwicklung gleich, ihre Beschreibung erfolgt am Typ II.

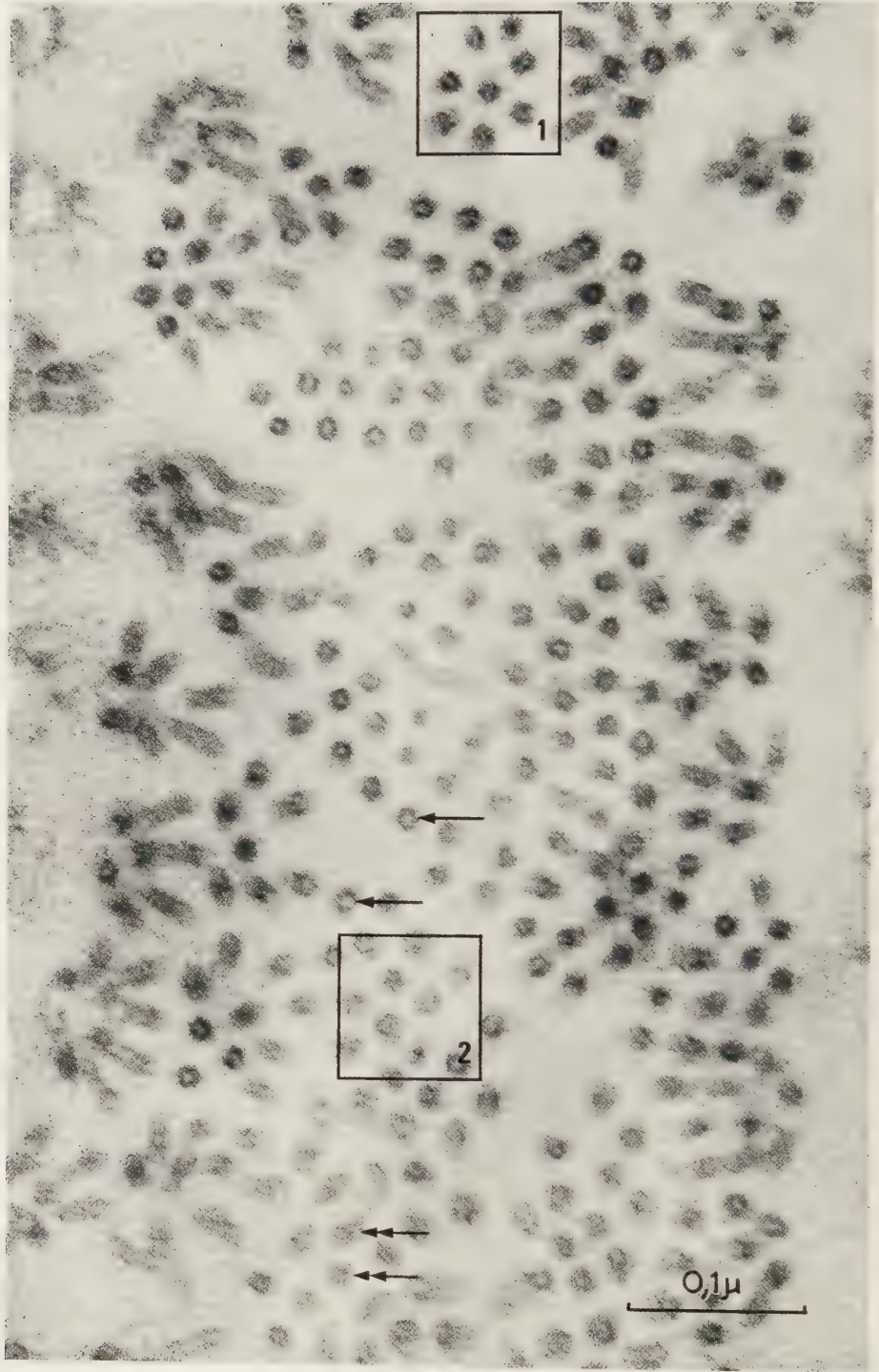


Abb. 11

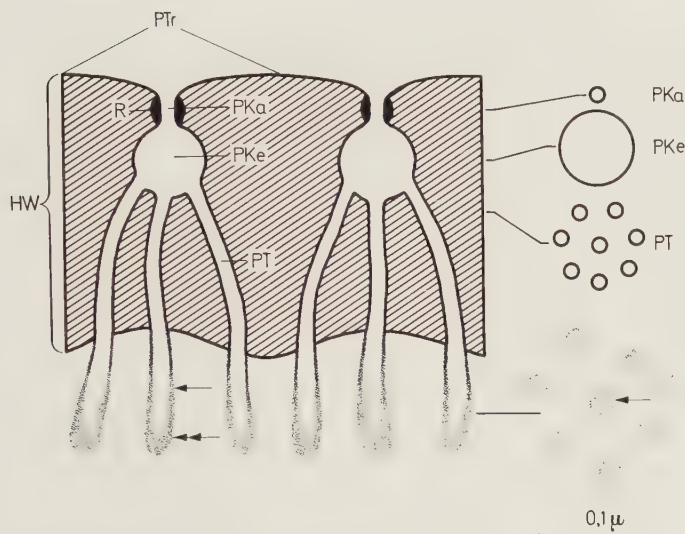


Abb. 12. Schema des Porensystems eines 2zelligen Riechhaares von *Necrophorus* (vgl. Legende zu Abb. 10). Die Wand der am Boden des Porenkessels *PKe* beginnenden Porentubuli *PT* erscheint kurz nach Verlassen der Haarwand *HW* aufgelockert ($\uparrow$). Der letzte Teil der Porentubuli zeigt kein Lumen mehr und besteht nur noch aus einer wenig dichten, amorphen Substanz ($\hat{\uparrow}$). Rechts im Schema Querschnitte durch das Porensystem in den angezeigten Schnittebenen. *PKa* Porenkanal; *PTr* Porentrichter; *R* Elektronendichter Ring, der den Porenkanal umgibt

Etwa 4—5 Tage vor dem Schlüpfen der *Necrophorus*-Puppe hat die trichogene Zelle die Sezernierung des Haares abgeschlossen. Die Haarwand ist fertig ausgebildet und zeigt bereits Porentrichter, Porenkanäle, Porenkessel und Porentubuli, wie sie sich beim adulten Tier beobachten lassen. Die trichogene Zelle erfüllt in vielen Fällen noch das ganze Lumen des Haares, hat sich jedoch schon von der Wand abgehoben. In den so entstehenden extrazellulären Raum ragen zahlreiche Mikrovilli der trichogenen Zelle, die stellenweise engen Kontakt zu den Porentubuli zeigen. Die Dendriten befinden sich noch nicht im Lumen des Haares. Nur in wenigen Fällen haben sie zu diesem Zeitpunkt dessen Basis erreicht.

3—4 Tage vor dem Schlüpfen des Käfers zieht sich die trichogene Zelle aus dem Haarlumen zurück (Abb. 13). In den dadurch freiwerdenden, elektronenoptisch leeren Raum sezerniert sie vermutlich Flüssigkeit und bildet an der diesen Raum begrenzenden Membran die beschriebenen langen Mikrovilli aus. Die Dendriten haben inzwischen die Haarbasis erreicht und wachsen innerhalb der trichogenen Zelle in Richtung auf die Haarspitze weiter.

Abb. 11. Tangentialschnitt durch das Riechhaar eines 2zelligen Sensillum (Schnittebene s. Abb. 10). Die von einem Porenkessel kommenden Porentubuli sind dicht unterhalb des Kessels annähernd kreisförmig mit einem zentralen Porentubulus angeordnet (*Quadrat 1*). Die zum Haarinneren ziehenden Porentubuli divergieren und lassen sich nicht mehr bestimmten Porenkesseln zuordnen (*Quadrat 2*). Beim Eintritt in das Haarlumen ist das helle Tubuluslumen noch deutlich von der elektronendichten Tubuluswand zu unterscheiden ($\uparrow$). Die im Sensillenliquor 2 liegenden Tubulusenden ($\hat{\uparrow}$) haben etwa gleichen Abstand voneinander. Sie weisen kein von einer Membran umgebenes Lumen auf und erscheinen weniger dicht. 240000:1

Tabelle. Abmessungen der Sensilla basiconica Typ I und Typ II von *Necrophorus*

	Typ I	Typ II	Fläche als % der Haaroberfläche
Anzahl der Sinneszellen	1	2	—
Länge des Riechhaares ^a	30—40 μ	15 μ	—
Durchmesser des Riechhaares	1,4 μ	1,2 μ	—
Oberfläche des Riechhaares	130—170 μ^2	56,5 μ^2	—
Anzahl der Poren/ μ^2	100	100	—
Porenzahl/Haaroberfläche	13000—17000	5600	—
Porentrichterfläche	8 $\cdot$ 10 ⁻³ μ^2	8 $\cdot$ 10 ⁻³ μ^2	—
Fläche aller Porentrichter	102—133 μ^2	44 μ^2	Typ I ca. 80 % Typ II ca. 85 %
Querschnitt eines Porenkanals	7,8 $\cdot$ 10 ⁻⁵ μ^2	7,8 $\cdot$ 10 ⁻⁵ μ^2	—
Querschnittsfläche aller Porenkanäle	1—1,3 μ^2	0,44 μ^2	Typ I 0,8 % Typ II 0,85 %
Äußerer Durchmesser der Porentubuli	100—150 Å	100—150 Å	—
Innerer Durchmesser der Porentubuli	50—60 Å	50—60 Å	—
Tubuli/Porenkessel	5—6	8	—
Querschnittsfläche eines Tubulus	2 $\cdot$ 10 ⁻⁵ μ^2	2 $\cdot$ 10 ⁻⁵ μ^2	—
Querschnittsfläche aller Tubuli/Haar	1,4—1,8 μ^2	0,88 μ^2	Typ I 1 % Typ II 1,5 %

^a Die Länge des Riechhaares wurde lichtmikroskopisch gemessen.

Einen Tag vor dem Schlüpfen oder am Schlüpftage ist die trichogene Zelle nicht mehr im Haar zu finden. Die Dendriten sind bis zur Spitze des Haares ausgewachsen und kommen dabei nur in wenigen Fällen mit der Haarwand in Berührung. Eine Kontaktaufnahme der noch unverzweigten Dendriten zu den Porentubuli kann nicht beobachtet werden.

Einige Stunden nach dem Schlüpfen wird die Verzweigung der Dendriten eingeleitet. Zwischen den Neurotubuli befinden sich in jedem der beiden Dendriten Vesikel, die in regelmäßigen, zu den Neurotubuli parallel verlaufenden Ketten angeordnet sind. Der Abstand Vesikelmembran — Neurotubulus ist der künftige Halbmesser des Dendritenastes. In der weiteren Entwicklung nimmt die Größe der Vesikel noch zu, bis sie untereinander und mit dem extrazellulären Haarlumen fusionieren. Durch diesen Prozeß bilden sich nun die Dendritenäste des fertigen Sensillum, deren jeder einen Neurotubulus als Achsenstruktur besitzt.

Abb. 13. Längsschnitt durch ein 2zelliges Riechhaar eines Käfers, einige Tage vor Verlassen der Puppenhülle. Im basalen Teil des Haares befindet sich noch die in Rückbildung begriffene trichogene Zelle *trZ*. Die Vesikel *V* im distalen Ende der trichogenen Zelle lassen eine Sekretion von Flüssigkeit in das freiwerdende Haarlumen vermuten. *AD* Außensegment des Dendriten, der innerhalb der trichogenen Zelle in das Haarlumen einwächst. *Mi* Mikrovillus; *MT* Mikrotubuli. Das Porensystem in der Haarwand ist vollständig ausgebildet. *PKe* Porenkessel; *PT* Porentubuli. 45000:1

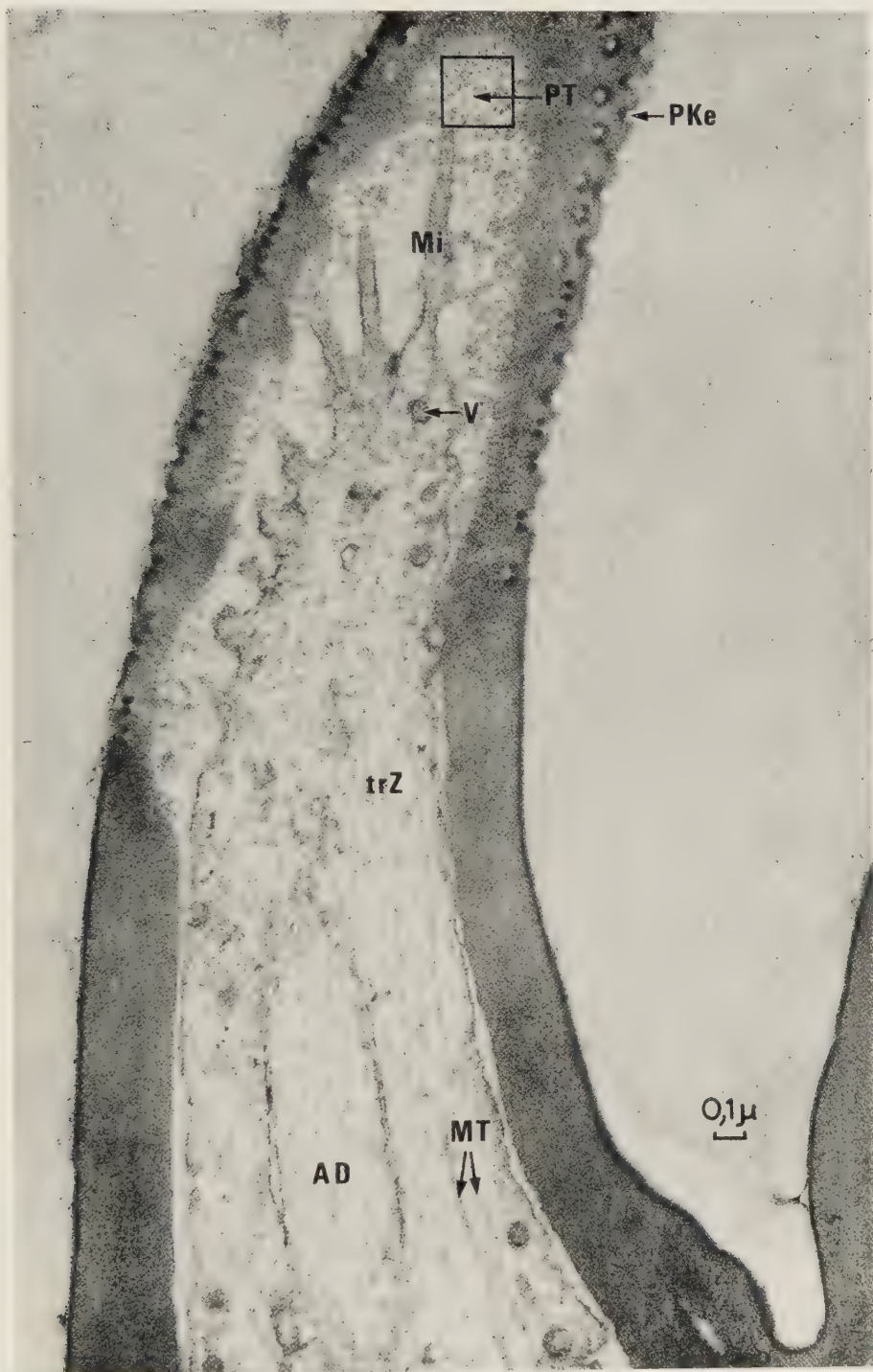


Abb. 13

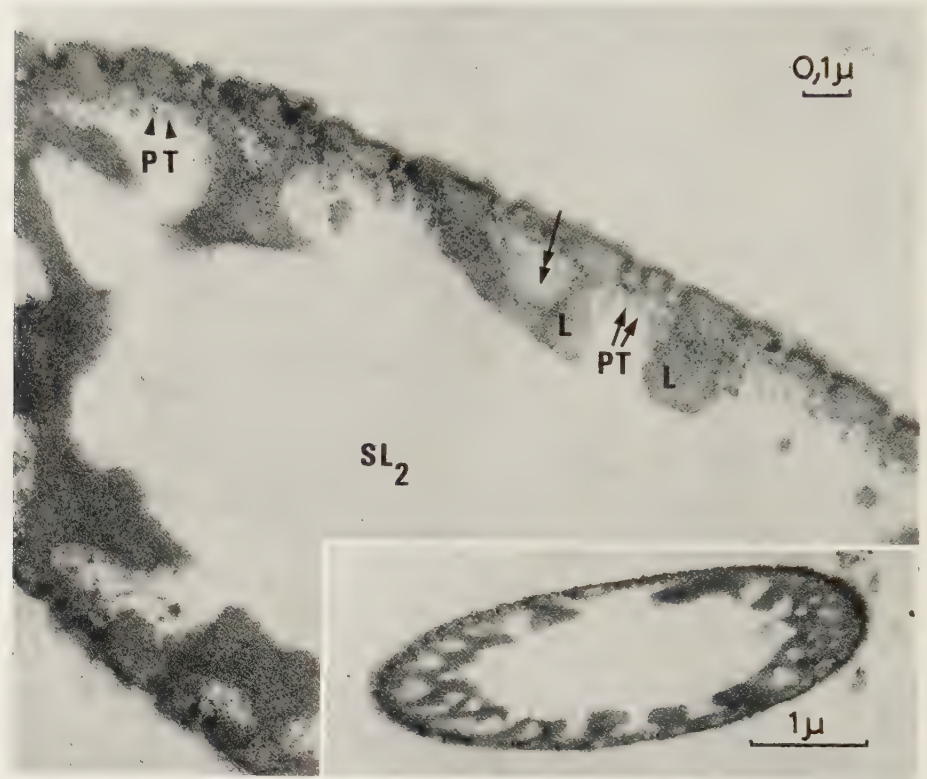


Abb. 14. Sinneshaar des 1zelligen Sensillums, schräg geschnitten, gleiches Entwicklungsstadium wie Abb. 13. Die Schnittebene liegt im Vergleich zu Abb. 13 weiter zur Haarspitze hin. Das Lumen des Haares erscheint elektronenoptisch leer, da sich die trichogene Zelle aus dieser Region schon zurückgezogen hat und der Dendrit sich noch im basalen Teil des Haares befindet. *PT* Porentubuli; *L* Verstärkungsleisten; ($\uparrow$) durch Verstärkungsleisten abgekammerter Raum, der jedoch nach proximal und distal mit dem eigentlichen Haarlumen Verbindung hat. *SL₂* Sensillenliquor 2. 60000:1. Das Inset zeigt die Übersichtsaufnahme eines Haarquerschnittes vom Typ I im gleichen Entwicklungsstadium. 15000:1

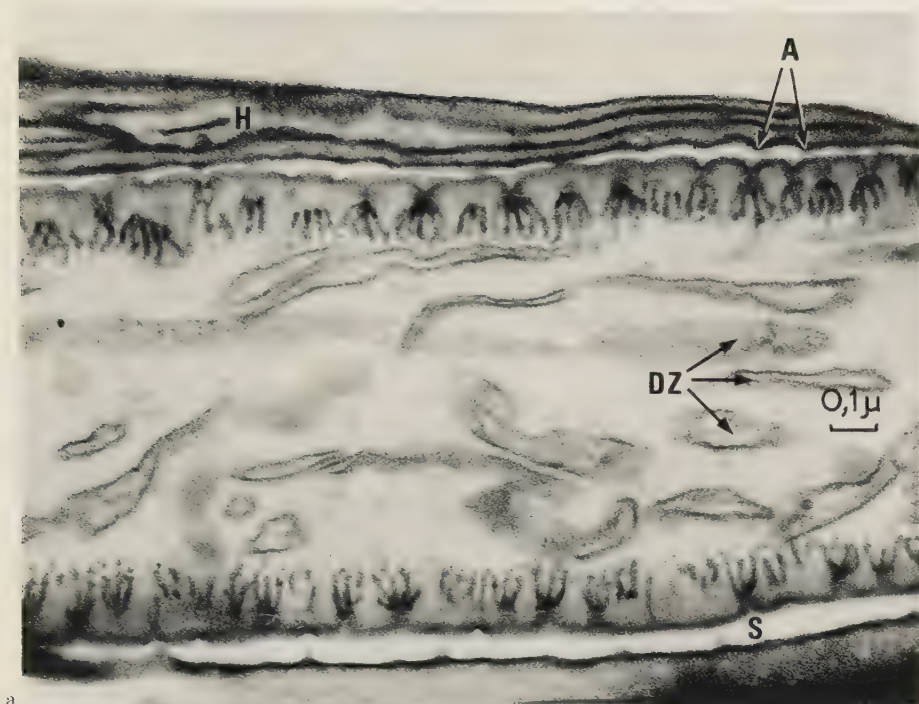
III. Experimentelle Untersuchung der Haarwandstrukturen

Da einige Aufnahmen der Porentubuli vermuten ließen, daß sie zum Lumen des Porenkessels hin offen sind (Abb. 10), soll dieser Frage im Folgenden nachgegangen werden.

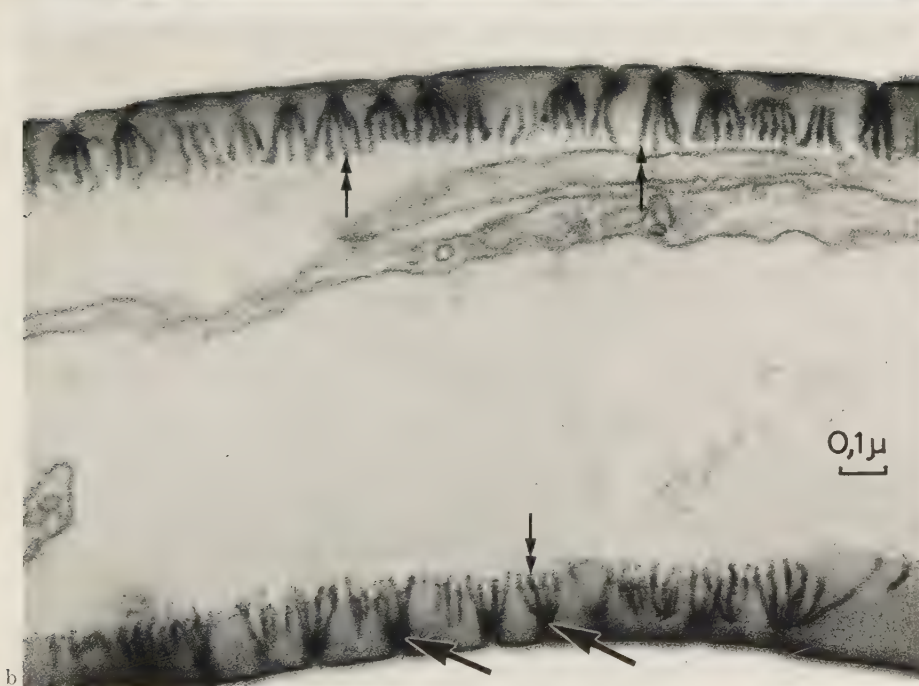
1. Versuche mit destilliertem Wasser

Nach einem zweistündigen Aufenthalt in destilliertem Wasser ergibt sich im Bereich des Haares folgender elektronenmikroskopischer Befund: In normalerweise mit Dendritenästen angefüllten Haarlumen finden sich nur noch vereinzelt Reste

Abb. 15a u. b. Längsschnitte von 2zelligen, mit Hämolymphe benetzten Riechhaaren eines einige Stunden alten Käfers. Die das Haar von außen benetzende Hämolymphe *H* wird durch den Luftsauerstoff zu einer dunklen Kontrastmasse oxydiert. Die Aufnahmen zeigen, daß sie in das Porensystem bis zu den Enden der Porentubuli vorzudringen vermag ($\uparrow$). *DZ*



a



b

Abb. 15a u. b

Zweige des Dendriten; (↑) Hämolymphe in Porenkesseln. In Abb. 15a ist durch Ablösen der Hämolympfesicht von der Haaroberfläche ein Spaltraum *S* entstanden. *A* Abdrücke von Porentrichtern und Porenkanälen. 60000:1

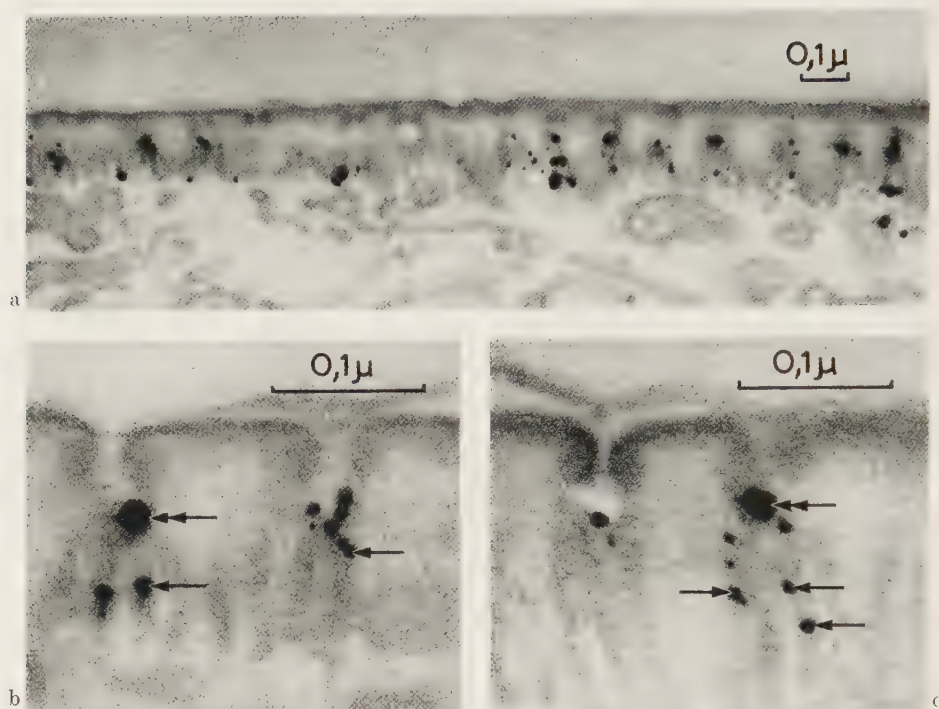


Abb. 16a—c. Längsschnitt durch die Haarwand von 2zelligen Riechhaaren, die von außen mit einer wässrigen Protargollösung benetzt wurden. a Die Übersichtsaufnahme macht deutlich, daß sich die Silberpartikel bevorzugt im Porensystem befinden. 60000:1. b u. c Die großen Silberkörner in den Porenkesseln ($\uparrow$) sind wahrscheinlich erst sekundär an dieser Stelle durch Zusammenballen kleinerer Körner entstanden. Kleinen Silberpartikeln ist es möglich, von den Porenkesseln aus weiter in die Porentubuli einzudringen ($\uparrow$). 200000:1

von Membranen. Das destillierte Wasser bewirkt zuerst ein Schwellen, dann ein Platzen der Dendriten. Die beschriebenen Porentubuli bleiben in diesen Präparaten erhalten, zeigen jedoch an dem ins Haarlumen ragenden Teil eine Dickenzunahme von etwa 30%.

2. Versuche mit Hämolymphe

Das Sensillenfeld auf den Segmenten der Antennenkeule wurde mit der Hämolymphe des Käfers benetzt und nach einer Trockenzeit von wenigen Minuten fixiert. Nach der Kontrastierung mit Uranylacetat und Bleicitrat erscheint die an der Luft oxydierte Hämolymphe im elektronenoptischen Bild als nahezu

Abb. 17. Olfaktorisches Sensillum von *Necrophorus*. Rekonstruktion nach Serienschnitten von Sensilla basiconica Typ I und Typ II. Vom Riechhaar *Ri* ist nur ein Drittel seiner Länge dargestellt. Von der ca. 17—20 μ starken Cuticula der Antenne zeigt die Rekonstruktion nur einen Teil der an der Oberfläche liegenden Schicht *C* und einen Teil der dem Epithel anliegenden Schicht *C'*. *A* Axon; *AD* Außensegment des Dendriten; *B* Basalmembran; *CK* Cuticulakanal; *DS* Dendritenscheide, *DZ* Dendritenzweige, *ID* Innensegment des Dendriten, *NT* Neurotubulus, *PKa* Porenkanal, *PKe* Porenkessel, *PT* Porentubulus, *PTr* Porentrichter, *Si* Sinneszelle. *SL*₁ Sensillenliquor 1, *SL*₂ Sensillenliquor 2, *trZ* trichogene Zelle, *tZ* tormogene Zelle

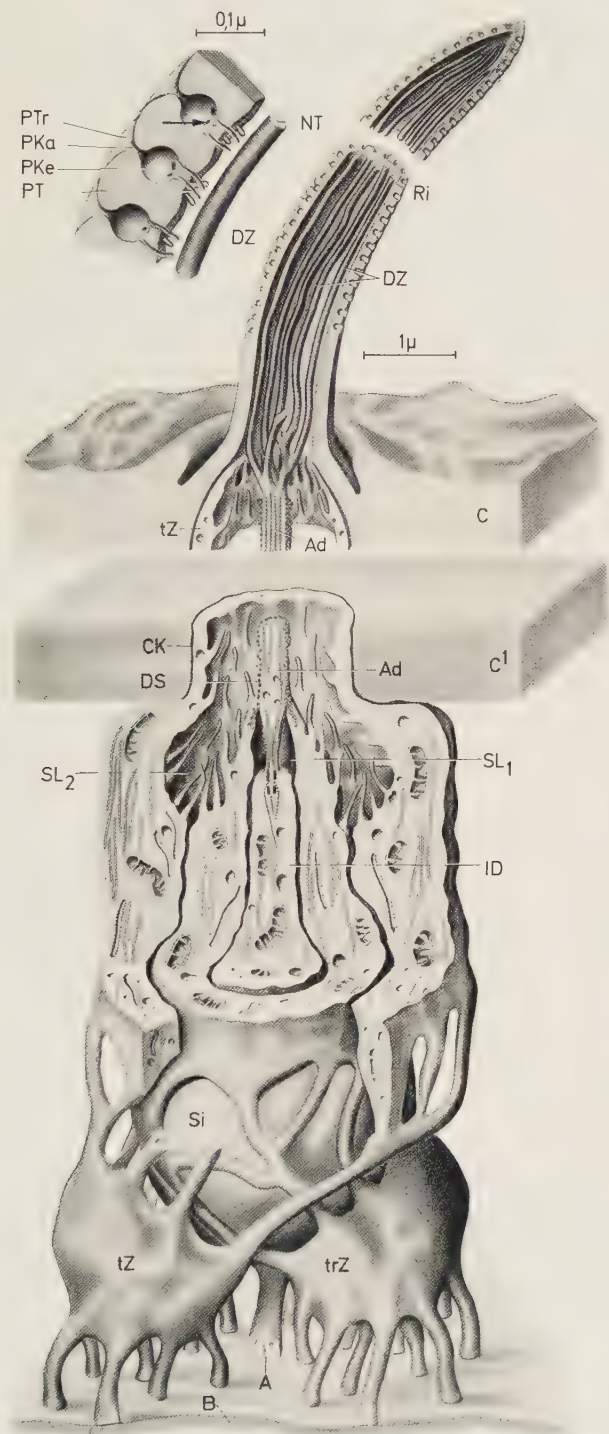


Abb. 17

schwarze Kontrastmasse. An Längsschnitten durch die Haarwand läßt sich erkennen, daß das Riechhaar von außen mit Hämolymphe benetzt wurde und diese nach dem Antrocknen als dünne Schicht das Haar bedeckt. Die gleiche kontrastreiche Hämolymphe findet sich auch in Porenkanälen, Porenkesseln und Porentubuli (Abb. 15a, b).

3. Versuche mit Protargol

Neben Eiweißmolekülen befinden sich im Protargol Partikel elementaren Silbers, deren kleinste einen Durchmesser von etwa 50 Å haben. Die Antennen befanden sich 2 Std in einer ca. 15%igen wäßrigen Lösung von Protargol, die vorher mit Ultraschall behandelt wurde, um Zusammenballungen der Silberkörner möglichst aufzulösen. Die unkontrastierte elektronenmikroskopische Aufnahme zeigt Silberpartikel, die sich in Porenkesseln und Porentubuli befinden. Vereinzelt fanden sich Partikelzusammenballungen von ca. 0,05 μ im Inneren des Haares (Abb. 16a, b, c).

Diskussion

Die untersuchten Sensilla basiconica vom Typ I und Typ II sind typische Insektensensillen mit allen charakteristischen Bestandteilen. So finden sich auch hier als Bildungs- und Hüllzellen eine trichogene und eine tormogene Zelle.

Die Hüllzellen älterer Käfer von *Necrophorus* sind durchbrochen und zeigen Aussparungen (Abb. 17), die von extrazellulärer Flüssigkeit angefüllt sind. Nach WEBER (1966, S. 42) ist der Befund bei kurz vor der Häutung stehenden Heuschrecken am basalen Teil der Epidermiszellen ähnlich. Vergleichbares konnte weder bei Puppen noch bei jungen Käfern von *Necrophorus* beobachtet werden.

Besonders interessant ist die Beziehung der Hüllzellen zu dem bisher als Vakuole (SLIFER et al., RICHTER, 1962) bezeichneten flüssigkeitsgefüllten Raum, dem Sensillenliquor 2, der sich in der Regel vom ciliaren Abschnitt des Dendriten bis zur Haarspitze erstreckt (Abb. 7). NICKLAUS (1967) bezeichnet diesen Raum als Rezeptorlymphraum. In den das Haarlumen ausmachenden Raum scheidet die trichogene Zelle allein Flüssigkeit ab. Nachdem sie sich bis zum Cuticulakanal zurückgebildet hat, sezernieren beide Hüllzellen gemeinsam in den sich bis zum Abschluß der Entwicklung ständig vergrößernden Raum. Dazu kommt zu einem bestimmten Zeitpunkt noch Flüssigkeit aus der Sinneszelle: Im Stadium der Dendritenverzweigung (s. S. 90) geben die Vesikel, die innerhalb des Dendriten gebildet werden und fusionieren, ihre Flüssigkeit in das Lumen des Haares ab, indem sie sich zum Haarlumen hin öffnen. In dieser Flüssigkeit liegen die Dendriten, die dadurch unter anderem wohl auch vor mechanischen Einflüssen und vor Austrocknung geschützt sind.

Neben den Hüllzellen finden sich auch im Aufbau der Sinneszelle Gemeinsamkeiten zu anderen Insektensensillen. So ist die den Dendriten in ein inneres und ein äußeres Segment teilende ciliare Struktur kein Charakteristikum olfaktorischer Insektensensillen. Sie tritt, wie erwähnt, in gleicher oder sehr ähnlicher Form auch in den Sinneszellen von Gehörorganen bei Heuschrecken auf (GRAY, 1960). THURM (1964) findet eine Cilienstruktur in Mechanorezeptoren der Biene. Auch eine Dendritenscheide (PETERS, 1961: „Binnenkanal“), die einen bestimmten Teil des äußeren Dendritensegmentes umgibt, läßt sich bei vielen Insektensensillen

unabhängig von der rezeptorischen Funktion finden. Von SLIFER et al. (1957, 1959, 1961, 1963, 1964a, b, c) wird sie als „cuticular sheath“ bezeichnet, die möglicherweise nur bei Hemimetabolen wegen der Häutung zur Haarbasis Verbindung hat und mit gehäutet wird. Bei *Necrophorus* besteht keine Verbindung zur Haarbasis (Abb. 8). Über die Art des Materials dieser Scheide kann nichts ausgesagt werden.

Charakteristisch für viele olfaktorische Insektensensillen scheint vor allem die Ausbildung der Wandstrukturen des cuticulären Apparates und die Beziehung der Dendriten zu diesen Strukturen zu sein. Dieser cuticuläre Apparat ist in vielen Fällen zu einem Haar ausgebildet, das sich bis zu mehreren 100 μ über die Antenne erheben kann und so eine Oberflächenvergrößerung des Sensillums bewirkt. Der Frage, ob zwischen dieser Oberflächenvergrößerung und dem gleichzeitigen Aufspalten des Dendriten in viele dünne Äste, wie es bei allen bisher untersuchten Sensilla basiconica der Fall ist (SLIFER et al., 1959, 1963, 1964a, 1964b, 1964c), ein direkter Zusammenhang besteht, soll in einer späteren Arbeit nachgegangen werden.

Wie sich aus der Untersuchung des Verzweigungsmechanismus der Dendriten ergab, dürfte den im Dendriten vorkommenden Neurotubuli während der Morphogenese eine „ordnende“ Funktion zukommen. Sie scheinen eine Querteilung der sich abspaltenden Dendritenäste zu verhindern. Offensichtlich wird die maximale Zahl der entstehenden Dendritenäste durch die Anzahl der vorher vorhandenen Neurotubuli bestimmt. Ein typisches, stets wiederkehrendes Erscheinungsbild der Neurotubuli in Längsschnitten läßt auf eine gewisse mechanische Festigkeit dieser Strukturen schließen. Richtungsänderungen im Verlauf der Dendriten zeigen niemals ein scharfes Abknicken der Neurotubuli, sondern werden immer in regelmäßigen, weiten Bogen vorgenommen. Ihr Verhalten läßt sich am besten mit dem elastischer Stäbe vergleichen. Abgesehen von ihrer entwicklungs- „mechanischen“ Funktion könnten die Neurotubuli also auch dazu dienen, den fertigen Dendritenästen eine größere Stabilität zu verleihen.

Die „kleinste Dendriteneinheit“ in den Riechhaaren von *Necrophorus* setzt sich aus dem zentralen Neurotubulus, dem Cytoplasma und der umhüllenden Zellmembran zusammen. Ähnliche kleinste Dendriteneinheiten lassen sich auch an Aufnahmen einiger anderer olfaktorischer Insektensensillen feststellen (z. B. SLIFER et al. 1964a, SLIFER, 1967). Der Durchmesser der Dendritenäste schwankt bei allen bisher untersuchten Riechhaaren zwischen 0,05 μ und 0,15 μ , während der Durchmesser der Neurotubuli mit ca. 200 Å und die Membranstärke von ca. 70 Å konstant sind.

Der Vergleich der kleinsten Dendriteneinheit von Riechhaaren mit den Axondurchmessern der Antennennerven von *Bombyx mori*, *Rhodnius*, *Apis mellifera* (STRAßBRECHT, im Druck) oder aus dem Gehirn von *Formica* (GOLL, 1966) zeigt, daß der kleinste und nur sehr selten vorkommende Durchmesser allgemein bei etwa 500 Å liegt. Es läßt sich vermuten, daß dieser Durchmesser von 500 Å bei leitenden Fasern der Insekten nicht unterschritten werden darf und wenigstens ein Neurotubulus im Inneren von Dendriten und Axonen unerläßlich ist. Es wäre zu untersuchen, ob auch bei Wirbeltieren entsprechende Verhältnisse vorliegen. So gibt ANDRES (1965) für die dünnsten Axone in Säugerriechsnerven einen Durchmesser von 800–900 Å an. Die Zahl der Neurotubuli in diesen Axonen schwankt

zwischen 1 und 10. SEIFERT u. ULE (1967) fanden Axondurchmesser in den Filamentaria von weißen Mäusen von 0,1—0,4 μ und 4—12 Neurotubuli pro Axon.

Die Frage nach den Minimalquerschnitten von Dendriten ist schon von RICHTER (1962) und von SLIFER (1964a) angeschnitten worden und bezieht sich auf die von SLIFER, PRESTAGE und BEAMS (1959) bei dünnwandigen Heuschreckensensillen entdeckten filamentären Strukturen („pore filaments“) an der Innenwand des Sensillum, die bisher für die feinsten Nervenausläufer überhaupt gehalten werden. Zumindest für *Necrophorus* hat sich die bisherige Vorstellung falsch erwiesen, wonach es sich bei den nur etwa 100 Å dicken filamentären Strukturen in olfaktorischen Riechhaaren um Fortsätze der Sinnesnervenzellen handelt.

Die Untersuchung der „pore filaments“ und ihre Beziehung zu den Poren einerseits, zu den Nervenfasern andererseits stand im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit. Noch SLIFER (1967) faßt die bisherigen Erkenntnisse in der Untersuchung olfaktorischer Insektensensillen zusammen und schreibt: „The one structural characteristic that we now know to be common to all insect olfactory sense organs so far examined is the exposure to the atmosphere of the distal tips of the dendrites, or their pore filaments, either at a single opening in the cuticle or at many“.

Der wichtigste Befund der vorliegenden Arbeit ist die Tatsache, daß bei beiden hier untersuchten Sensilla basiconica von *Necrophorus* kein direkter Kontakt der Dendriten zur umgebenden Luft besteht, da die als feinsten Nervenausläufer oder „pore filaments“ angesehenen Tubuli Bauelemente der Haarwand sind. Sie stellen gemeinsam mit den Porenkesseln das als entwicklungsgeschichtliche Einheit anzusehende Poren-System dar, das fertig ausgebildet ist, noch bevor sich der Dendrit im Lumen des Haares befindet (Abb. 13). Schon morphologisch läßt sich das Porensystem auf günstigen Längsschnitten durch die Haarwand als Einheit erkennen. Zwischen den einzelnen Strukturen der Haarwand besteht ein direkter Zusammenhang, da die Tubuli zu den Porenkesseln hin offen erscheinen (Abb. 10). Untersuchungen mit Hämolymphe und Protargol ergaben, daß das Porensystem tatsächlich ein nach außen offenes System zusammenhängender Hohlstrukturen ist, das von dem umgebenden Luftraum des Tieres durch die Cuticula der Haarwand bis in das mit Flüssigkeit gefüllte Lumen des Riechhaares hineinreicht.

Von außen an die Riechhaare herangebrachtes destilliertes Wasser dringt durch die Haarwand in die Flüssigkeit des Haarlumens ein und bewirkt aufgrund osmotischer Kräfte ein Platzen der Dendriten. Der Druckanstieg im Inneren des Haares ließe eher erwarten, daß die Porentubuli kollabieren. Der Befund, daß die Porentubuli unter Einfluß von destilliertem Wasser nicht kollabieren, sondern sogar ihren Durchmesser vergrößern, läßt sich noch nicht erklären, könnte aber ein Quellungsphänomen der Tubuluswand sein.

Von außen auf das Präparat gebrachte Hämolymphe des Käfers bietet den Vorteil, daß sie sich in der elektronenmikroskopischen Aufnahme an Ort und Stelle nachweisen läßt und keinerlei osmotische Schädigungen des Sensillum hervorruft, wie ein Vergleich der mit Hämolymphe vorbehandelten Sensillen mit Kontrollpräparaten zeigt. Daß die Hämolymphe tatsächlich von außen in das Porensystem eindringt, läßt sich anhand von Hämolymphesten an der Außenseite der Haarwand verfolgen (Abb. 15a, b). Bei den meisten benetzten Riechhaaren löst sich die das Haar umgebende Hämolympfschicht um einige 100 Å von dessen Ober-

fläche. An der elektronenmikroskopischen Aufnahme lassen sich an der ehemals der Haaroberfläche anliegenden Schicht Abdrücke der Porentrichter und Teile der Porenkanäle erkennen. Darüber, ob die Hämolymphe bis in die Flüssigkeit des Haarlumens vordringen kann, oder ob die Tubulismembran eine Barriere ist, die ein Eindiffundieren der Hämolymphe verhindert, können nur Vermutungen angestellt werden. Zumindest ist das kontrastgebende Hämolympfmaterial nur in den Tubuli, nicht jedoch im Haarinneren zu finden.

Der Versuch mit Protargollösung zeigt, daß auch größere Partikel die verschiedenen Abschnitte des Porensystems passieren können. Da der Porenkanal nur eine Weite von ca. 100 Å hat, dürften über dieses Maß hinausgehende Partikelgrößen, die sich sowohl in den Porenkesseln als auch in den Porentubuli finden lassen, durch sekundäre Zusammenballung kleinerer Silberkörner entstehen (Abb. 16a, b, c).

Beziehung zwischen Porentubuli und Dendritenästen

Ein unmittelbarer Kontakt der Porentubuli mit der Membran der Dendritenäste oder ein Übergehen der Dendritenmembran in die Membran der Porentubuli ließ sich nicht feststellen. Auch bei den Aufnahmen von SLIFER et al., die solche Kontaktstellen demonstrieren sollen, dürfte es sich um Schnitte handeln, in denen die Membran der Dendriten schräg getroffen wurde und die Tubulusenden in einer anderen Ebene verlaufen (SLIFER, 1964a, 1964c). Im Elektronenmikroskop werden die Strukturen übereinander projiziert, wodurch ein Kontakt vorgetäuscht wird. Ein Kontakt der Tubulusenden zur Dendritenmembran *in vivo* ist nicht ausgeschlossen. Daß auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen zwischen Tubulusende und Dendritenmembran stets ein gewisser Abstand zu beobachten ist, könnte sehr wohl auf eine während Dehydrierung und Einbettung auftretende Schrumpfung zurückzuführen sein. Sicher ist allerdings, daß dieser Abstand weitaus größer sein kann. So werden durch die mit Leisten verstärkte Wand des Riechhaares vom Typ I etwa 30% der Porentubuli, die auf derartige Verstärkungsleisten treffen, daran gehindert, direkten Kontakt zur Dendritenmembran aufzunehmen (Abb. 14). Serienschnitte in Längsrichtung durch die Haarwand haben gezeigt, daß die sich unter den Tubulusenden befindende Membran des Dendriten keinerlei Strukturen zeigt, die die Annahme einer festen Verbindung von Tubulus und Dendritenmembran *in vivo* rechtfertigt.

Nach den bisher vorgelegten Befunden läßt sich das Porensystem morphologisch und entwicklungsgeschichtlich als Einheit beschreiben. Diese Struktur stellt ein System von Hohlräumen in der Cuticula des Riechhaares dar, welches nach außen offen ist. Es liegt nahe anzunehmen, daß dieses System dazu dient, die Duftmoleküle aufzunehmen und weiterzuleiten. Das Porensystem kann somit von der Funktion her mit hoher Wahrscheinlichkeit als eine reizleitende Struktur bezeichnet werden. Noch ungelöst ist die Frage, ob die Duftmoleküle durch die Wand der Porentubuli hindurchtreten, oder ob sie ähnlich wie die Bestandteile der Hämolymphe oder die Silberpartikel in den Tubuli zurückgehalten werden. Ebenso ist der Ort der Erregungsbildung noch unbekannt. Die plausibelste Annahme ist zur Zeit die, daß die Duftmoleküle die Membran der Sinneszelle, d. h. in diesem Fall ihre dendritischen Ausläufer, erreichen müssen, um die Erregung auszulösen.

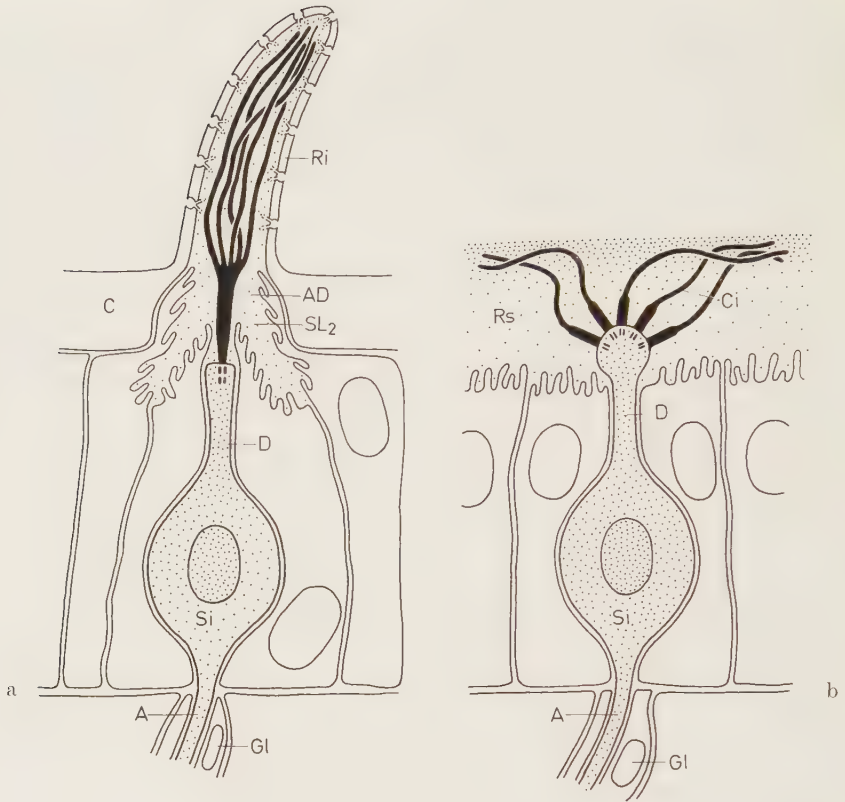


Abb. 18a u. b. Schemazeichnungen olfaktorischer Sinneszellen. Die möglicherweise analogen Strukturen sind schwarz ausgefüllt. a Sensillum basicum von Insekten. b Einzelne Sinneszellen aus der Riechschleimhaut eines Wirbeltieres (nach ANDRES, 1966, umgezeich.). A Axon, AD Außensegment des Dendriten, Ci Cilien, C Cuticula, D Dendrit, Gl Gliazelle, Ri Riechhaar, Rs Riechschleim, Si Sinneszelle, SL₂ Sensillenliquor 2

Ein Vergleich olfaktorischer basiconischer Insektensensillen mit dem Riechepithel der Wirbeltiere zeigt eine erstaunliche Ähnlichkeit beider Systeme (Abb. 18a, b). Die Riechorgane von Insekten und Wirbeltieren besitzen primäre Sinnesnervenzellen, deren distale Ausläufer sich in einer extracellulären Flüssigkeit befinden. Diese Ausläufer sind bei Wirbeltieren mehrere Cilien (s. z. B. REESE, 1965; ANDRES, 1966), die aus dem zu einem sog. Riech- oder Sinneskolben (SEIFERT und ULE, 1967) ausgebildeten distalen Dendritenende der Sinneszelle entspringen. Eine diesem Sinneskolben vergleichbare Anschwellung des Dendriten findet sich bei *Necrophorus vestigator*. Das Auftreten mehrerer Cilien pro Riechzelle des Wirbeltieres kann dem Aufspalten des Außensegmentes des Dendriten bei Insekten analog sein und einer Vergrößerung der rezeptorischen Oberfläche dienen.

Das Interessante an diesem Vergleich ist, daß bei beiden Systemen die distalen Teile der Sinneszellausläufer in einer Flüssigkeit liegen, dem Riechschleim einerseits und dem Sensillenliquor andererseits. Bei Wirbeltieren können die Duftmole-

küle direkt aus der Luft ungehindert in den Schleim diffundieren und so zu den Rezeptorstellen des Dendriten gelangen. Bei Insekten besteht die Möglichkeit, daß die Wände der Tubuli für Duftmoleküle permeabel sind. In diesem Fall würden die Duftmoleküle in den extrazellulären Sensillenliquor 2 des Haarlumens gelangen, der damit in seiner Funktion dem Riechschleim vergleichbar wäre.

Literatur

- ANDRES, K. H.: Der Feinbau des Bulbus olfactorius der Ratte unter besonderer Berücksichtigung der synaptischen Verbindungen. Z. Zellforsch. **65**, 530—561 (1965).
- BOECKH, J.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (*Necrophorus*, Coleoptera). Z. vergl. Physiol. **46**, 212—248 (1962).
- FRISCH, K. v.: Über den Sitz des Geruchsinnes bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **38**, 449—516 (1921).
- GALEY, F. R., and S. F. G. NILSON: A new method for transferring sections from the liquid surface of the through staining solutions to the supporting film of a grid. J. Ultrastruct. Res. **14**, 405—410 (1966).
- GOLL, W.: Strukturuntersuchungen am Gehirn von *Formica*. Z. Morph. Ökol. Tiere **59**, 143—210 (1967).
- GRAY, E. G.: The fine structure of the insect ear. Phil. Trans. B **243**, 75—94 (1960).
- HERTING, H. CH.: Ein Verfahren zur Herstellung großflächiger Trägerfilme für elektronenmikroskopische Ultradünnschnitte. Mikroskopie **19**, 164—167 (1964).
- KAISLING, K. E., u. M. RENNER: Antennale Rezeptoren für Queen substance und Sterzelduft bei der Honigbiene. Z. Zellforsch. (1968 im Druck).
- LACHER, V.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendioxyd, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und der Dohne (*Apis mellifica* L.). Z. vergl. Physiol. **48**, 587—623 (1964).
- MORITA, H.: Receptorpotentials from sensilla basiconica on the antennae of the silkworm larvae, *Bombyx mori*. J. exp. Biol. **38**, 851—861 (1961).
- NICKLAUS, R., P.-G. LUNDQVIST, J. WERSÄLL: Elektronenmikroskopie am sensorischen Apparat der Fadenhaare auf den Cerci der Schabe *Periplaneta americana*. Z. vergl. Physiol. **56**, 412—415 (1967).
- PETERS, W.: Die sogenannten Fußstummelsinnesorgane der Larven von *Calliphora erythrocephala* MEIGEN (Diptera). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **79**, 339—346 (1961).
- PUKOWSKI, E.: Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. Z. Morph. Ökol. Tiere **27**, 518—586 (1933).
- RATHMAYER, W.: Methylmethacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. Experientia (Basel) **18**, 47 (1962).
- REESE, T. S.: Olfactory cilia in the frog. J. Cell Biol. **25**, 209—230 (1965).
- RICHTER, S.: Unmittelbarer Kontakt der Sinneszellen cuticularer Sinnesorgane mit der Außenwelt. Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung der chemorezeptorischen Antennensinnesorgane der *Calliphora*-Larven. Z. Morph. Ökol. Tiere **52**, 171—196 (1962).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München: Leibniz 1948.
- SAVDIR, S.: A simple method of producing formvar films for supporting electron microscope sections on grids. Sci. Tools **10**, 12—13 (1963).
- SCHNEIDER, D., V. LACHER u. K. E. KAISLING: Die Reaktionsweise und das Reaktionsspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae). Z. vergl. Physiol. **48**, 632—662 (1964).
- , and R. A. STEINBRECHT: Checklist of insect olfactory sensilla. Symp. zool. Soc. Lond. **23**, 279—297 (1968).
- SCHOONHOVEN, L. M., and V. G. DETHIER: Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae. Arch. néerl. Zool. **16**, 497—530 (1966).
- SEIFERT, K. L., u. G. ULE: Die Ultrastruktur der Riechschleimhaut der neugeborenen und jugendlichen weißen Maus. Z. Zellforsch. **76**, 147—169 (1967).

- SLIFER, E. H.: The fine structure of insect sense organs. *Int. Rev. Cytol.* **11**, 125—159 (1961).
- Thin-walled olfactory sense organs on insect antennae. *Insects and Physiology*, edit. by J. W. L. BEAMENT and J. E. TREHERNE. Edinburgh and London: Oliver & Boyd 1967.
- J. H. PRESTAGE, and H. W. BEAMS: The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grass-hopper (Orthoptera, Acrididae). *J. Morph.* **105**, 145—191 (1959).
- , and S. S. SEKHON: Sense organs on the antennal flagellum of the small milkweed bug, *Lygaeus kalmii* Stal (Hemiptera, Lygaeidae). *J. Morph.* **112**, 165—193 (1963).
- Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of a flesh fly, *Sarcophaga argyrostoma* R.-D. (Diptera, Sarcophagidae). *J. Morph.* **114**, 185—207 (1964a).
- The dendrites of the thin-walled olfactory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). *J. Morph.* **114**, 393—410 (1964b).
- Fine structure of the thin-walled sensory pegs on the antenna of a beetle, *Popilius disjunctus* (Coleoptera, Passalidae). *Ann. ent. Soc. Amer.* **57**, 541—548 (1964c).
- , and A. D. LEES: The sense organs on the antennal flagellum of aphids (Homoptera) with special reference to the plate organs. *Quart. J. micr. Sci.* **105**, 21—29.
- STEINBRECHT, R. A.: On the question of nervous syncytia: Lack of axon fusion in two insect sensory nerves. *J. Cell Sci.* (1968 im Druck).
- , and K.-D. ERNST: Continuous penetration of delicate tissue specimens with embedding resin. *Sci. Tools* **14**, 24 (1967).
- THURM, U.: Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee: Fine structure and stimulus mechanism. *Science* **145**, 1063—1065 (1964).
- WEBER, H.: *Grundriß der Insektenkunde*, 4. Aufl. Stuttgart: Fischer 1966.

KLAUS-DIETER ERNST
MPI für Verhaltensphysiologie
Seewiesen/Starnberg

LEBENS LAUF

Klaus-Dieter Ernst wurde am 20. Januar 1937 in Zschornewitz, Kreis Gräfenhainichen, als Sohn des Masseurs August Ernst und dessen Ehefrau Luise Ernst geboren.

Er legte 1955 die Reifeprüfung an der Oberschule Gräfenhainichen ab und studierte von 1959 bis 1966 an der Universität München die Fächer Zoologie, Botanik und anorganische Chemie.

